

Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad

INAUGURALDISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Esther SAGER

von Basel

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1955

Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad

INAUGURALDISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Esther SAGER

von Basel

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1955



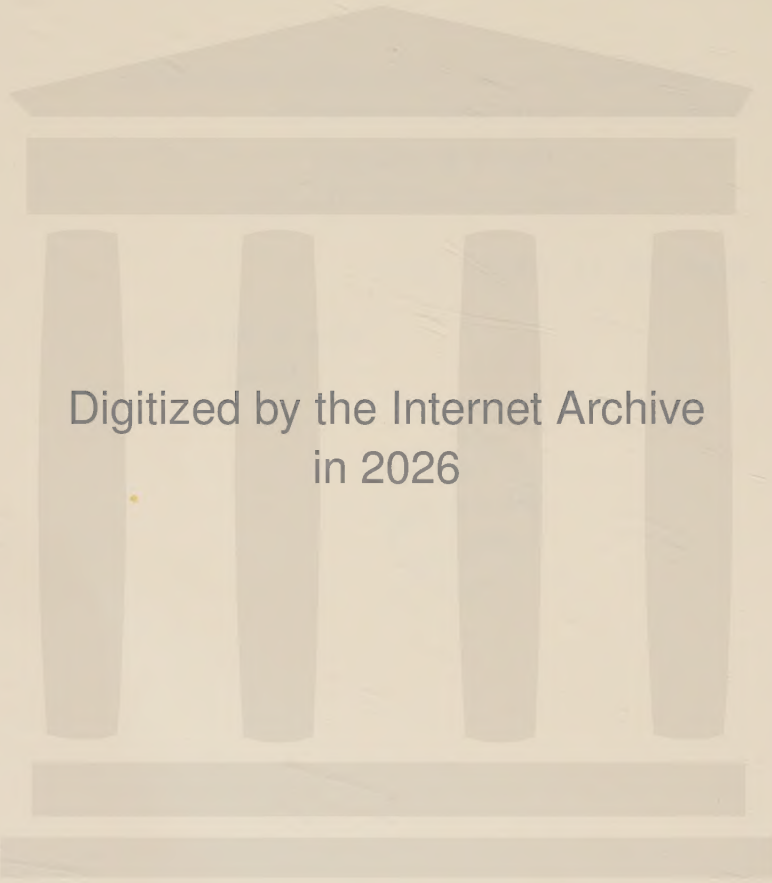
Genehmigt von der Philosophisch-naturwissen-
schaftlichen Fakultät auf Antrag der

Herren Professoren

A. PORTMANN und H. HEDIGER.

Basel, den 17. Februar 1953.

Prof. P. HUBER,
Dekan.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad

von

Esther SAGER

Mit 6 Tabellen und 66 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung	26
Material und Methoden	27
I. <i>Pterylographische Angaben</i>	30
1. Besonderheiten der Pterylose bei <i>Pavo cristatus</i> L. im caudalen Teil der Rückenflur	30
a) Anordnung der Konturfederanlagen	30
b) Das Auftreten von Pelzdunen	33
2. Entstehungsordnung der embryonalen Anlagen im caudalen Teil der Rückenflur	37
3. Abgrenzung des im folgenden Teil der Arbeit berück- sichtigten Bezirks der unteren Rückenflur. Zur Kenn- zeichnung der individuellen Anlagen angewandtes Nummerierungssystem	39
II. <i>Beschreibung der Federmuster des adulten Pfauenhahns</i> . .	39
1. Grundtypus	40
2. Modifikation A	43
3. Modifikation B	49
4. Modifikation D	51
5. Modifikation C	54
III. <i>Verteilung der verschiedenen Federtypen des adulten Hahnes im Radbezirk</i>	60
1. Bezirk 0	62
2. Bezirk A	62

3. Bezirk B	62
4. Bezirk C	64
5. Bezirk D	67
IV. <i>Bildung neuer Federformen durch Reduktion von Ästen</i>	67
1. Grundtypus	71
2. Modifikation A	73
3. Modifikation B	75
4. Modifikation D	79
5. Modifikation C	79
V. <i>Der Grundtypus und seine Modifikationen</i>	84
1. Bezirk A	91
2. Bezirk B	91
3. Bezirk C	92
4. Bezirk D	93
VI. <i>Die Federflur als Feldbildung. Vergleich verschiedener Individuen</i>	94
VII. <i>Das Rad</i>	101
1. Die Anordnung der Federn im Rad	101
2. Das Rad als ornamentale Figur	105
a) Radmittelfeld	107
b) Radzentrum	108
c) Oberer Abschlussrand	109
d) Unterer Abschlussrand	110
<i>Zusammenfassung</i>	116
<i>Literaturverzeichnis</i>	125

EINLEITUNG.

Der Gegenstand unserer Untersuchungen, das Pfauenrad, ist eines der reichen visuellen Muster, welche nur während der Balz in ihrer ganzen Schönheit gezeigt werden. Die Tatsache, dass solche Muster Anlass zu verschiedenen Spekulationen waren, zeigt die starke Wirkung, welche sie stets auf den Menschen ausübten. Schon DARWIN 1871 beschäftigte sich eingehend mit den Verzierungen, die männliche Vögel vor den Weibchen zur Schau stellen. Er interpretierte sie als Produkte der geschlechtlichen Zuchtwahl. ZUR STRASSEN 1935 folgt grundsätzlich Darwins Idee, geht aber in seiner Interpretation weiter, indem er z. B. annimmt,

die plastisch wirkenden Augenflecke (von Argusfasan und Spiegelpfau) wirkten auf die Weibchen als „plastisches Körnerbild“.

Hier wollen wir uns nicht mit theoretischen Spekulationen über die Entstehung des Musters beschäftigen, sondern es soll der Versuch unternommen werden, das vorliegende Muster mit morphologischen Mitteln zu analysieren. Dabei müssen wir uns auch mit der Frage der Funktion des Gesamtmusters auseinandersetzen. Die Untersuchungen der Verhaltensforschung zeigten allgemein die Bedeutung, welche visuelle Muster im Sozialleben der Tiere haben können. Schon SUEFFERT 1929 hat darauf hingewiesen, dass Muster im Dienste eines bestimmten ökologischen Prinzips „bildhaft“ ausgestaltet sein können. PORTMANN weist in seiner Arbeit über die Tiergestalt (1948a) auf eine andere Sinnbeziehung solcher bildhafter Gestaltungen hin, indem er aufmerksam macht auf ihren rein formalen Wert, der unabhängig von den elementaren physiologischen Funktionen besteht. In der vorliegenden Arbeit werden Struktur und Muster der Radfedern beschrieben und es soll gezeigt werden, ob mit morphologischen Mitteln ein Beitrag geleistet werden kann zur Frage, welcher Art die über elementare Funktionen hinausgehende Wirkung der äusseren Gestalt sein kann.

Herrn Prof. Dr. A. Portmann, unter dessen Leitung diese Arbeit entstanden ist, danke ich herzlich für seine wertvollen Anregungen und sein Interesse an meiner Arbeit sowie auch für die Unterstützung durch Material aus der Sammlung der Zoologischen Anstalt. Auch Herrn Prof. Dr. H. Hediger, der mir freundlicherweise Pfaueneier, Kücken, adulte Hähne sowie eine Anzahl Photographien zur Verfügung stellte, bin ich zu grossem Dank verpflichtet. Ebenso möchte ich Herrn W. Krebser, Thun, für das Überlassen von Eiern danken. Besonderen Dank schulde ich Fr. Lorette Riesterer, die mir bei der Herstellung der Photographien grosse Hilfe leistete.

MATERIAL UND METHODEN.

Das Material für meine Hauptuntersuchungen lieferten 4 adulte Hähne (Männchen A—D) von *Pavo cristatus* L. Zum Teil stammen sie aus dem Zoologischen Garten Basel, zum Teil von privaten Pfauenzüchtern. Die Männchen A—C erhielt ich als ausgewachsene

Tiere, Männchen D als zweijähriges Jungtier (Adultkleid im 3. Jahr). Ein Teil der juvenilen Oberschwanzdecken (sowie auch Rückenfedern) dieses Exemplars wurden gesammelt, indem die verhornten Federn an der Basis abgeschnitten und nach dem auf Seite 39 angegebenen Numerierungssystem individuell gekennzeichnet wurden; Rupfen der Federn hätte die normale Entwicklung gestört. Um Verwechslungen zwischen den einzelnen Follikeln zu vermeiden — es war oft nicht leicht, sich beim lebenden Tier in dem Gewirr von Konturfedern, Dunen und Blutkielen zurechtzufinden —, wurden die in der Haut steckengebliebenen Federspulen mit verschiedenen Farben markiert, das Wachstum der Adultfeder wiederholt kontrolliert und diese, sobald die verhornte Federspitze aus der umhüllenden Scheide entlassen wurde, ebenfalls gekennzeichnet.

Männchen D wurde in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel gehalten, bis sein Adultkleid verhornt war, dann wurde sein Rad montiert (Abb. 65). Das Rad wurde nach zahlreichen Photographien und Beobachtungen an lebenden Pfauen konstruiert, nachdem jede Feder individuell markiert worden war, sodass nach der Rekonstruktion das System der Verteilung der einzelnen Federn erkannt werden konnte.

Das Material für die weiteren Angaben über Juvenilfedern stammt von Jungtieren, deren in der Zoologischen Anstalt eine grössere Zahl aufgezogen wurde. Ein Teil ihrer Federn wurde abgeschnitten und die einzelnen Follikel wie bei Männchen D unter Kontrolle gehalten, die Federn anderer Follikel wurden systematisch gerupft. Da die Arbeit im Laufe der Zeit einen andern Kurs nahm, als ursprünglich vorgesehen war, wurden nur wenige Resultate dieser Untersuchungen hier aufgenommen.

Die unten angeführte Liste gibt die für die pterylographischen Untersuchungen verwendeten Arten der Phasianiden. Der grösste Teil des Materials stammt aus der Zoologischen Anstalt Basel, vom Pfau nur das eintägige Exemplar. Von *Pavo* wurden neben den erwähnten Adult- und Juveniltieren Embryonen verwendet, die alle in der Zoologischen Anstalt Basel erbrütet wurden.

Die Zeichnungen der Federn wurden mit einem Präzisionspantographen angefertigt, den mir das Baudepartement Basel freundlicherweise zur Verfügung stellte. Beim Zeichnen hatte ich die Federn mit einer Glasplatte zu bedecken; dabei konnten

geringe Verschiebungen der Äste nicht vermieden werden; dadurch wurde natürlich auch die Form des Musters beeinflusst. Trotzdem dürfte diese Methode wohl die grösstmögliche Genauigkeit gewährleisten. Einige Schwierigkeiten bereitete die Abgrenzung der verschiedenen Randstreifen, die alle allmählich ineinander übergehen und deren Grenzen deshalb nur durch durchbrochene Linien angedeutet wurden (s. Abb. 4). Auch die Samtrand-, die Bruchstellen- sowie die Fransenrandstruktur gehen allmählich in die Normalstruktur über (s. Abb. 5, 16, 17).

Da in diesen Übergangszonen je nach dem Einfallswinkel des Lichtes die eine oder andere Farbe stärker zutage tritt, wurde sorgfältig darauf geachtet, dass alle Federn gleich beleuchtet waren.

Für die pterylographischen Untersuchungen wurde folgendes Material verwendet:

Haubenperlhuhn (<i>Guttera Edouardi</i> (Hartl.))	1 Männchen, adult
Auerhuhn (<i>Tetrao urogallus</i> L.)	1 Ex., 1. Tag p.e.
Rothuhn (<i>Alectoris rufa</i> (L.))	1 Männchen, adult
Rebhuhn (<i>Perdix perdix</i> (L.))	1 Ex., 1. Tag p.e.
Wachtel (<i>Coturnix coturnix</i> (L.))	1 Ex., 7. Tag p.e.
Chines. Zwergwachtel (<i>Excalfactoria chinensis</i> (L.))	1 Ex., 7. Tag p.e.
Jagdfasan (<i>Phasianus colchicus</i> L.)	1 Ex., 13. Tag e. 1 Ex., 1. Tag p.e. 1 Männchen, ad.
Haushuhn (<i>Gallus domesticus</i> , Barnevelderrasse)	1 Ex., 14. Tag e.
Pfau (<i>Pavo cristatus</i> L.)	6 Embryonen: 8., 9½., 11., 12½., 14., 20. Tag e. 1 Ex., 1. Tag. p.e. 1 Männchen, juv. einjährig 1 Weibchen, juv. 4½ Monate 3 Männchen, ad.

I. PTERYLOGRAPHISCHE ANGABEN.

1. BESONDERHEITEN DER PTERYLOSE BEI *Pavo cristatus* L.
IM CAUDALEN TEIL DER RÜCKENFLUR.a) *Anordnung der Konturfederanlagen.*

Die Federn, welche das Pfauenrad bilden, sind im caudalen Abschnitt der Rückenflur inseriert. Abbildung 1 gibt eine Übersicht über die Anlagenverteilung in dieser Flur; sie zeigt deutlich,

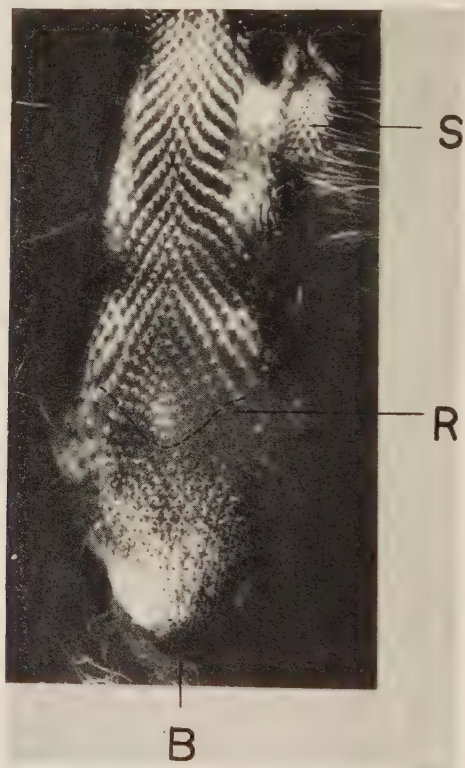


ABB. 1. — *Pavo cristatus* L., Embryo vom 20. Bruttag.

Übersicht über die Anordnung der Federanlagen in der Rückenflur.

B: Bürzeldrüse, R: Grenze des Radbezirks, S: Schulterflur.

Die Anlagen der ersten Folge (Konturfedern) sind überall deutlich sichtbar als Löcher; die entsprechenden Federkeime wurden ausgerupft. Im caudalen Teil der Flur können auch die Anlagen der zweiten Folge (Pelzdunen), deren Keime über der Basis abgeschnitten wurden, als kurze Stoppeln erkannt werden.

dass sich die Anordnung im caudalen Abschnitt verändert. Der Vergleich der definitiven Pterylose des Pfaus mit derjenigen anderer Hühnervögel soll im folgenden zeigen, ob diese Modifikation mit dem Rad in Zusammenhang gebracht werden kann.

Unsere Untersuchungen beschränken sich auf den caudalen Teil der Rückenflur bis zur folgenden, willkürlich festgesetzten Grenze: Vom caudalen Rand der Schulterflur wurde eine horizontale, zur Medianachse des Körpers senkrecht stehende Linie gezogen. Die auf der Medianachse von dieser Linie getroffene Anlage bildet mit der entsprechenden diagonalen Federreihe (s. u.) die craniale Grenze des untersuchten Bezirkes (Abb. 2).

Bei allen bearbeiteten Arten sind die Konturfederanlagen der Rückenflur in Diagonalleihen angeordnet, die in spitzem Winkel auf der Medianlinie stehen.



Abb. 2. — *Pavo cristatus* L., Embryo vom 20. Bruttage.

Anordnung der Federanlagen der 1. und 2. Folge in der rechten Hälfte der untern Rückenflur, halbschematisch (vgl. Abb. 1).

B: Bürzeldrüse, S: Schulterflur, M: Medianlinie, R: Grenze des Radbezirks.

a: Abgrenzung des bei den verschiedenen Arten untersuchten Bezirkes.

Kreise: Anlagen der 1. Folge.

kleine schwarze Punkte: Anlagen der 2. Folge.

Differenzierung der Anlagen der 1. Folge im Radbezirk:

Grosse Kreise: beim adulten Hahn Schmuckfedern bildend.

Kleine Kreise: beim adulten Hahn Halbdunen und Dunen bildend.

● 1, ◐ 2, ◑ 3: bei einem Embryo vom 8. Bruttage festgestellte Anlagen:

1 gut entwickeltes Höckerstadium, 2 kleinere Höcker, 3 kaum sichtbare Anlagen.

TABELLE I.

*Anzahl der Konturfederanlagen bei verschiedenen Arten
in der unteren Rückenflur.*

Ausser bei den mit * bezeichneten Zahlen, die Einzelwerte darstellen, handelt es sich bei den Angaben des Körpergewichts um Mittelwerte.

	Körper- gewicht in g	Anzahl der Diagonal- reihen	Anzahl der Anlagen, eine Körperhälfte
Chines. Zwergwachtel	40	20	119
Wachtel	85	17	109
Rebhuhn	370	21	168
Rothuhn	456*	21	175
Haubenperlhuhn, Männchen .	815*	25	165
Jagdhasan, Männchen	1200	24	203
Auerhuhn	2700	22	218
Pfau, Männchen	3500	21	236

Die Anzahl der Diagonalreihen sowie die Anzahl der einzelnen Anlagen variieren von Art zu Art. Aus der Tabelle I geht hervor, dass sich im allgemeinen die Zahl der Anlagen mit zunehmender Körpergrösse vermehrt, während die Zahl der Diagonalreihen nur geringe Schwankungen aufweist. Der Pfau lässt sich ohne weiteres der Reihe der übrigen Arten anschliessen.

Weder bei den Embryonen, noch bei den Kücken im Dunenkleid, noch bei den Adulttieren konnte die Grenze zwischen Rückenflur und Rumpfseitenrain an allen Stellen genau festgelegt werden. In Zweifelsfällen wurden die Abstände zwischen den einzelnen Anlagen als Kriterien genommen. Vergrössert sich z. B. in einer Reihe von 10 Anlagen mit ungefähr gleichem Abstand die Distanz zwischen Anlage 10 und 11 beträchtlich, so wird Nr. 11 zum Rumpfseitenrain gerechnet.

Bei allen Arten bilden die Diagonalreihen leicht geschwungene Linien, die gut gegeneinander abgesetzt sind, sodass ein Fischgrättemuster entsteht, nur beim Pfau und beim Perlhuhn ändert sich dieser Verlauf in einem begrenzten Abschnitt der Flur. Auf Abbildung 1 ist das hühnertypische Fischgrättemuster im cranialen Teil der Flur deutlich zu erkennen, im caudalen Teil werden die Reihen steiler, sie sind auch nicht mehr durch grössere Zwischenräume gegeneinander abgesetzt, hier treten vielmehr ungefähr senkrecht zur Medianachse stehende *Querreihen* deutlicher hervor.

Eine ähnliche Modifikation der Anordnung zeigt das Perlhuhn im cranialen Abschnitt des untersuchten Bezirks.

Auf Abb. 1 und Abb. 2 wurde der caudale Bezirk der bei der Entfaltung des Rades vom Körper abgespreizten *Radfedern* durch eine durchbrochene Linie (R) abgegrenzt¹. Cranial von dieser Grenze beginnen die Querreihen sich aufzulösen, und die Anlagenanordnung geht allmählich über in das hühnertypische Muster.

Dieser Befund lässt vermuten, dass zwischen der Modifikation der Anlagenanordnung und dem Rad ein Zusammenhang besteht. Wir denken an eine mögliche Beziehung zum Ausbreitungsmechanismus des Rades, an einen Zusammenhang mit der besonderen Ausbildung der Muskulatur.

Dass die Art der Modifikation allgemeinerer Natur ist, zeigt ihr Auftreten beim Perlhuhn.

Wir beobachten diese Modifikation beim männlichen wie beim weiblichen Pfau. Diese Tatsache spricht nicht gegen den Zusammenhang mit dem Rad, da, wie PADOA (1940) durch Kastrationsexperimente zeigen konnte, das *Prachtkleid* bei *Pavo* das *neutrale Artkleid* ist und kastrierte Hennen nach der Operation ebenfalls das Rad schlagen können.

b) *Das Auftreten von Pelzdunen.*

Nicht nur durch die besondere Anlagenverteilung unterscheidet sich die Spinalflur des Pfauen von derjenigen aller untersuchten Hühnervögel, sondern auch durch das Vorkommen von Pelzdunen (Federanlagen der 2. Folge, GERBER, 1939). Dass es sich um solche und nicht etwa um umgewandelte Konturfedern handelt, zeigt der Zeitpunkt ihrer Entstehung: die ersten Anlagen der 2. Folge konnten am 12½. Bruttage festgestellt werden als kleine Höcker, die zwischen die beträchtlich längeren Anlagen (spätes Papillenstadium bis Fadenstadium, GERBER, 1939) der ersten Folge eingestreut waren. Der nächstjüngere Embryo unserer Serie (11. Bebrütungstag) zeigt

¹ Die Bestimmung des Radbezirkes wurde bei Männchen A (ad.) vorgenommen und die Grenze auf den Embryo projiziert. Die geringen individuellen Schwankungen, welchen der Verlauf dieser Grenze unterworfen ist (Verschiebungen um höchstens eine Reihe, vgl. Kap. VI), können in diesem Zusammenhang ohne weiteres vernachlässigt werden.

schon eine grosse Anzahl Konturfederanlagen, aber noch keine solchen der 2. Folge.

In der Literatur wurden diese Pelzdunen bisher vernachlässigt. So erwähnt sie z.B. NITZSCH (1840) gar nicht, nach J. C. H. DE MEIJÈRE (1895) sollen sie bei *Pavo cristatus* fehlen, bei *Pavo muticus* dagegen vorhanden sein.

Es ist anzunehmen, dass de MEIJÈRE nur die craniale Partie der Rückenflur von *Pavo cristatus* untersucht hat, wo allerdings die Dunen fehlen. Er gibt z. B. für die Länge des Afterschaftes der Konturfedern, der im caudalen Teil der Spinalflur fehlt, 20 mm an.

Die Federn der 2. Folge sind bei beiden Geschlechtern vorhanden, ihre Verteilung auf einer Körperseite wurde auf Abb. 2 und 3 wiedergegeben, die Kontrolle der Anordnung bei einem 3. Individuum (weiblich) zeigte dieselben Verhältnisse. Da die beiden Flurhälften spiegelbildlich gleich sind, beschränken wir uns im folgenden auf die Beschreibung einer Hälfte.

Den Abb. 2 und 3 kann entnommen werden, dass sich die Anlagen der 2. Folge im Wesentlichen auf den Radbezirk beschränken, dass sie sich zwischen den cranialen Reihen in geringerer Anzahl finden und am lateralen Rand der Flur fehlen.

Das Auftreten der Dunen steht in klarem funktionellem Zusammenhang mit der Ausbildung des Dunenteils der Konturfeder beim adulten Hahn; die Ausbildung der Dunenfahne sei deshalb im folgenden summarisch beschrieben. Wir beziehen uns dabei auf die Verhältnisse bei Männchen A (ad.), von welchem in Abb. 3 auch die genaue Verteilung der Dunenanlagen wiedergegeben ist. Die 3 andern adulten Hähne unserer Sammlung zeigen prinzipiell dieselben Verhältnisse.

Betrachten wir zunächst den mittleren Teil der Flur von der Längsreihe 15¹ (Medianlinie) bis zur Längsreihe 6 (Abb. 3): Bei allen Federn der caudalsten Querreihen Nr. II-X ist der proximale Schaftabschnitt über eine längere Strecke vollkommen kahl. Um eine Vorstellung der Verhältnisse zu vermitteln, wurde auf der Tabelle II die durchschnittliche Länge des kahlen Schaftabschnittes für jede Querreihe angegeben. Die Federn einer Querreihe zeigen

¹ Auf S. 39 ist eine kurze Beschreibung des Numerierungssystems gegeben.

TABELLE II

a) *Ausbildung des Dunenteils der Konturfedern bei Männchen A*
(ad.) *im mittleren Bezirk der Flur* (Längsreihe 15-6).

Querreihe	Federlänge in mm	Länge des kahlen Schaftes in mm	Durchschnittl. Breite einer Dunenfahne in mm
II	1440	290	—
III	1450	320	—
IV	1430	310	—
V	1300	310	—
VI	1190	320	—
VII	1100	320	—
VIII	1035	290	—
IX	950	280	—
X	870	250	—
XI	780	220	2
XII	695	180	8
XIII	600	150	10
XIV	530	120	11
XV	445	100	13
XVI	350	—	15
XVII	224	—	20
XVIII	150	—	23
XIX	97	—	26

b) *Ausbildung des Dunenteils der Konturfedern bei Männchen A*
(ad.) *im Randbezirk der Flur* (Längsreihe 5-1).

Position der Feder	Federlänge in mm	Länge des kahlen Schaftes in mm	Durchschnittl. Breite einer Dunenfahne in mm
VII 5	1023	21	—
VII 3	669	—	17
VII 1	377	—	28
XI 5	660	13	11
XI 3	421	—	22
XI 1	278	—	26
XV 5	434	—	13
XV 3	289	—	28

in Bezug auf diesen Abschnitt nur geringe Schwankungen. Bei allen Federn weist der kahle Schaft auf beiden Seiten noch Astrudimente auf, die aber selten die Länge eines halben Milli-

meters erreichen. Nur an der Basis des Schaftes zeigen sich einige wenige längere Rami von Dunenstruktur, und anstelle der Afterfeder stehen ein paar pericalamiale Aeste (HEMPEL, 1931), die wir aber hier vernachlässigen können, da sie kaum als Wärmeschutz dienen dürften.

Von der Querreihe XI zu XV wird der kahle Schaftabschnitt allmählich kürzer, gleichzeitig beginnen sich die Astrudimente zu verlängern. Die durchschnittliche Länge dieser Aeste für jede Querreihe ist der Tabelle II zu entnehmen¹. Der Schaftabschnitt mit den rudimentären Aesten kann hier noch deutlich gegen den normal gebildeten distalen Federteil abgegrenzt werden; seine Länge wurde deshalb in der Tabelle II noch in die Kolonne des kahlen Schaftes eingetragen. Bei der Querreihe XVI finden wir im basalen Teil der Federn eine schmale Dunenfahne, die bei Nr. 14 und 12 allmählich in den Konturfederteil übergeht, bei den übrigen Federn der Querreihe (10-6) sich aber noch abgrenzen lässt. Bei der Reihe XVII ist die Dunenfahne breiter, die Abgrenzung lässt sich hier nur noch bei Nr. 7 vornehmen. Bei den Reihen XVIII-XX ist keine klare Abgrenzung mehr möglich, und die Üppigkeit der Dunenfahne nimmt weiter zu.

Bei den lateralen Federn der Längsreihen 5-1 ist die Dunenfahne anders ausgebildet als bei den medianer inserierten Federn der entsprechenden Querreihen. Betrachten wir z. B. die Querreihe VII: Bei Nr. 5 ist der kahle Astabschnitt beträchtlich kürzer als bei den medianen Federn, Nr. 3 zeigt einen gut ausgebildeten, Nr. 1 einen sehr üppigen Dunenteil (Tab. II). Alle Lateralfedern verhalten sich ähnlich: stets zeigt die Feder der Längsreihe 5 oder 4 einen beträchtlich kürzeren kahlen Schaftabschnitt (bei den Reihen II-X) oder wesentlich stärkere Ausbildung des Dunenteils als die mittleren Federn der Reihe (bei den Reihen XI-XIX), und gegen den Rand der Flur nimmt die Üppigkeit des Dunenteils überall zu (vgl. Querreihen XI, XV, Tab. II).

Pelzdunen finden sich also zwischen Federn, welche beim adulten Hahn nur einen rudimentären Dunenteil aufweisen, sie gewähren den Wärmeschutz, der von den Kon-

¹ Zur Ermittlung der Durchschnittswerte wurde die Länge der Aeste bei allen Federn auf beiden Fahnen ca. 2 cm oberhalb des Federnabels gemessen, wo die Dunenfahne eine mittlere Breite zeigt.

turfedern nicht geleistet werden kann. Sie bilden auch tatsächlich beim adulten Hahn einen dichten Pelz, der während der Mauser oft deutlich sichtbar wird.

Den Angaben in Tabelle II kann entnommen werden, dass nur die längsten Radfedern den kahlen Schaft ausbilden (vgl. Abbildung 38). Bei diesen Federn erreicht der Schaft in seinem proximalen Abschnitt eine ausserordentliche Dicke. Das Fehlen der Aeste kann als Konsequenz dieser enormen Ausbildung des Schaftes aufgefasst werden; denn es ist denkbar, dass alles Bildungsmaterial zur Herstellung des Schaftes aufgebraucht wird. Der verdickte Schaft ist ohne Zweifel eine mit dem Rad in Zusammenhang stehende Spezialisierung: er stützt die Federn beim Radschlagen. Somit können wir auch das Fehlen der Aeste und das Auftreten der Pelzdunen als weitere mit dem Rad zusammenhängende Sonderbildungen werten.

Pelzdunen konnten auch bei Weibchen festgestellt werden, obwohl bei diesen der Dunenteil aller Konturfedern gut ausgebildet ist. Da sich unsere Aufmerksamkeit hauptsächlich auf das Muster der Federn richtete, konnten keine weiteren Untersuchungen an Dunen vorgenommen werden. Es wäre also noch festzustellen, ob die Pelzdunen beim Weibchen gleich ausgebildet sind wie beim Männchen, oder ob auch die Anlagen der zweiten wie diejenigen der ersten Folge durch das Geschlechtshormon beeinflusst werden.

2. ENTSTEHUNGSORDNUNG DER EMBRYONALEN ANLAGEN IM CAUDALEN TEIL DER RÜCKENFLUR.

Auf Abb. 2 wurden diejenigen Anlagen der 1. Folge, die beim jüngsten Embryo unserer Sammlung (8. Bruttag) in dem im folgenden Teil der Arbeit berücksichtigten Bezirk (Abgrenzung dieses Bezirkes auf S. 39) schon festgestellt werden konnten, durch 3 verschiedene Signaturen besonders gekennzeichnet. Nach ihrer Grösse wurden diese Anlagen in 3 Kategorien eingeteilt: die längsten Papillen werden durch schwarz ausgefüllte Kreise repräsentiert, weniger lange wurden schraffiert und die nur undeutlich sichtbaren mit einem Diagonalstrich versehen.

Diese Bezeichnungen sollen einen groben Überblick über die zeitliche Entstehungsordnung der embryonalen Anlagen verschaffen, da die Länge der Anlage in diesem Stadium noch als Mass

für den Zeitpunkt ihrer Entstehung gelten darf. Es zeigt die Anordnung auf Abb. 2, dass, gleich wie bei den von HOLMES (1935) und GERBER (1939) untersuchten Haushühnern, die erste Anlagenreihe auf der Medianlinie des Rückens entsteht und dass

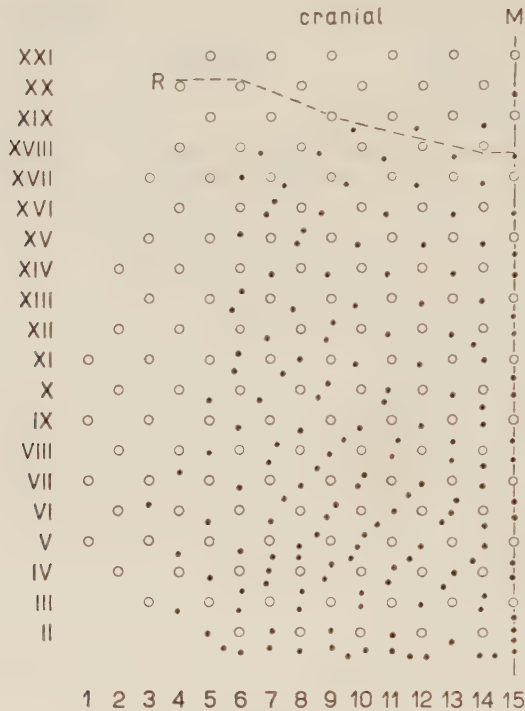


ABB. 3.

Anordnung der Anlagen der 1. und 2. Folge bei Männchen A (ad.) in der linken Hälfte der untern Rückenflur, schematisch.

R: Grenze des Radbezirks, M: Medianlinie.

II—XXI Nummern der Querreihen, 1—15 Nummern der Längsreihen.

Kreise: Anlagen der 1. Folge.

Schwarze Punkte: Anlagen der 2. Folge.

sich von diesem Zentrum aus in caudaler und lateraler Richtung sukzessive weitere Anlagen bilden. Die älteren Pfauenembryonen vom $9\frac{1}{2}$. und $12\frac{1}{2}$. Bruttag zeigen, dass sich später, wie beim Huhn, die Anlagen weiter zentrifugal ausbreiten, bis der Flurabschnitt ganz besetzt ist.

In unserem Zusammenhang wesentlich ist die Tatsache, dass bei allen Querreihen von der Medianposition auf beide Seiten

zentrifugale Ausbreitung stattfindet, da diese medio-laterale Ausbreitungsrichtung, wie HOLMES (1935) erstmals gezeigt hat, mit der Ausgestaltung der adulten Feder in Zusammenhang steht (vgl. Kap. VI, S. 94).

3. ABGRENZUNG DES IM FOLGENDEN TEIL DER ARBEIT BERÜCKSICHTIGTEN BEZIRKS DER UNTERN RÜCKENFLUR. ZUR KENNZEICHNUNG DER INDIVIDUELLEN ANLAGEN ANGEWANDTES NUMERIERUNGSSYSTEM.

Im folgenden soll die Anlagenanordnung stets schematisch dargestellt werden wie auf Abbildung 3; dabei werden Längs- und Querreihen folgendermassen numeriert: Die auf der Medianlinie liegende Längsreihe wird als Nr. 15 bezeichnet, die nächstfolgende ist Nr. 14 u. s. f. bis zur lateralsten Reihe Nr. 1. Die entsprechenden Längsreihen beider Körperseiten werden gleich numeriert, die Zugehörigkeit der einzelnen Federn zu einer bestimmten Körperseite wird durch r. bzw. l. angegeben. Die caudalste Querreihe deren mittlere Anlage auf der Medianlinie liegt ist Nr. III, caudal von Nr. III folgt Nr. II, dann I, letztere kann auch fehlen. In cranialer Richtung fortschreitend bezeichnen wir die Querreihen nach der aufsteigenden Zahlenreihe bis zu Nr. XXI, die die craniale Grenze des Flurabschnitts darstellt, mit dem wir uns im folgenden beschäftigen wollen. Die Längsreihen werden stets mit arabischen, die Querreihen mit römischen Ziffern bezeichnet; bei der individuellen Kennzeichnung einer Feder wird stets die Zahl der Querreihe vorangestellt.

II. BESCHREIBUNG DER FEDERMUSTER DES ADULTEN PFAUENHAHNS.

Wir beschränken uns im folgenden auf die Beschreibung des distalen Federteils, der das Farbmuster trägt. Das Muster besteht aus Schillerfarben, die je nach dem Einfallswinkel des Lichtes mehr oder weniger wechseln. Da es uns hier lediglich darum geht, die einzelnen Farbbezirke auseinanderzuhalten, wird für jedes Musterelement diejenige Farbqualität angegeben, welche sich bei diffuser Beleuchtung zeigt.

Die folgende Beschreibung bezieht sich im Einzelnen auf die Verhältnisse bei M ä n n c h e n A (ad.), hat aber allgemeine Gültigkeit, da die individuellen Variationen, auf die wir in Kapitel VI kurz eingehen werden, gering sind.

1. GRUNDTYPUS (AUGENFEDER)

Unsere Beschreibung geht aus von der vollständigen Augenfeder, die das reichste Muster aufweist und deshalb als Opti-

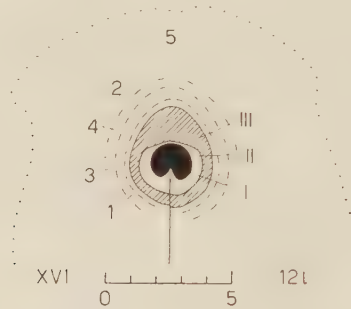


ABB. 4. — ♂ A. (ad.)

Erklärung zu den Abb. 4—23, 25, 26, 37, 40—43.

- | | |
|-------|--|
| l. | Linke Körperseite. |
| r. | Rechte Körperseite. |
| I—III | Augenfeld I—III (I schwarz, II weiss, III schräg schraffiert). |
| 1—4 | Randstreifen 1—4. |
| — — — | distale Grenze von 1. |
| | distale Grenze von 2. |
| ----- | distale Grenze von 3. |
| ----- | distale Grenze von 4. |
| 5 | lockere Randzone. |
| a | Bruchstelle (senkrecht schraffiert). |
| b | Samtrand (schwarz). |
| c | Franzenrand (Grenzen: - - - - -). |
| d | Grenze zwischen kompaktem und lockerem Federteil (nur bei Modifikation C). |
| e | Die einzelnen Punkte repräsentieren die Astspitzen (nur im lockeren Federteil der Modifikation C). |
| f | Abgrenzung des Bezirks ohne Bogenradien (nur bei Modifikation D). |

m a l f o r m bezeichnet werden kann (z. B. XVI/12, Abb. 4, 46). Die übrigen Federtypen zeigen gegenüber der Optimalform verschiedene Spezialisierungen, die alle funktionelle Bedeutung haben (Kap. VII). Da sich die spezialisierten Typen von der Optimalform ableiten lassen (Kap. V), bezeichnen wir diese als den Grundtypus, jene als dessen Modifikationen. Die Bezeichnung der 4 verschiedenen Modifikationen beruht auf der Betrachtung der gesamten Federflur; aus Gründen der Darstellung wurde in diesem und im vierten Kapitel die Modifikation D vor C gestellt.

Bei einer vollständigen Augenfeder, Nr. XVI/12 (Abb. 4, 46), lassen sich 3 Musterelemente deutlich unterscheiden. Vom Zentrum nach aussen zeigen sich:

1. ein nierenförmiges marineblaues Feld mit sammetschwarzem Saum (A u g e n f e l d I),
2. ein breitovales türkisfarbenes Feld (A u g e n f e l d II),
3. ein eiförmiges braunes Feld (A u g e n f e l d III).

Um das braune Feld zieht sich ein grüngoldener Randstreifen, der gegen aussen nicht scharf abgegrenzt ist (R a n d s t r e i f e n 1). Auf der Distalseite des Musters folgt auf den Randstreifen 1 ein halbmondförmiger violetter (R a n d s t r e i f e n 2), welcher ebenfalls gegen den nächstäusseren dunkelgrünen R a n d s t r e i f e n 3 nicht klar abgegrenzt werden kann. Dieser lässt sich um das ganze Auge herum verfolgen; im proximalen Drittel wird er allerdings undeutlich; die Äste beginnen hier auch schon auseinanderzuweichen. Distal folgt auf ihn noch ein etwas heller getönter gründgoldner R a n d s t r e i f e n 4, der proximal nicht mehr festzustellen ist. Er geht allmählich in die dunkler grün-goldene l o c k e r e R a n d z o n e der Feder über, in welcher Äste und Strahlen sich nicht mehr zu einer kompakten Fläche zusammenschliessen.

In dieser lockeren Randzone finden wir überall auf den lateralen Ästen verstreut kleine Lücken, die wie „F r a s s p u r e n“ aussehen. Sie fehlen den mittleren Ästen; diese sind dagegen etwas kürzer und tragen kleinere Strahlen. Die Spitzen der verkürzten Äste zeigen eine besondere Ausbildung. Bei der normalen Astspitze stehen die apicalsten Strahlen stets annähernd parallel zum Ast, und jedes der nun proximal anschliessenden Strahlenpaare bildet einen etwas grösseren Winkel zu ihm, bis der normale Abgangswinkel der Strahlen erreicht ist; dieser wird — wenigstens über eine gewisse Strecke — beibehalten. Die verkürzten Äste dagegen zeigen zwischen den Stellungen der apicalsten und der proximal daran anschliessenden Radien keinen Unterschied; es entsteht der Eindruck, die Astspitzen seien abgebrochen. Die Strahlen an den Astlücken sind nur unvollständig ausgebildet. Wo die Lücken schwach ausgeprägt sind, legen sich die noch ziemlich vollständig entwickelten Strahlen parallel an den Ast an. Ausgeprägtere Lücken

dagegen zeigen rudimentäre Ausbildung und Ausfall einzelner Strahlen. Seltener kommt vollständiger Radienschwund und eine leichte Degeneration des Ramus vor.

Proximal von der kompakten Fahne nehmen die Abstände zwischen den Insertionsstellen der Äste zu. An der Basis fehlen diesen Ästen die Bogenradien (Abb. 28).

Der ganze distale Konturfederteil zeigt Schillerstruktur, ausgenommen der distale Randbereich des Augenfeldes I, welcher samtartig wirkt und dadurch das Auge plastisch erscheinen lässt. Auch dieser Randbereich ist mit schillernden Strahlen besetzt, die aber ihre Schmalseite gegen den Beschauer richten.

Nach den Untersuchungen von ELSAESSER 1925 handelt es sich bei den Schillerfarben um Farben dünner Blättchen. Als Erzeuger der Interferenzfarbe wurde seit Elsässer fälschlich eine dünne, an der Oberfläche der schillernden Strahlen liegende, farblose Hornschicht angesehen. Zwar wurde oft hervorgehoben, dass unter der oberflächlichen Hornschicht der Schillerradien eine besonders starke Melaninunterlage liegt, doch diese starke Pigmentierung erfuhr erst durch SCHMIDT (1952 und früher) eine befriedigende physikalische Deutung. Der Autor weist darauf hin, dass nicht das Oberflächenhäutchen, sondern das Melanin die Dünnbrattfarben erzeugt; er zeigt, dass es in den schillernden Federteilen in der Form von sehr dünnen Blättchen oder Stäbchen vorkommt, die sich mosaikartig zu einer einschichtigen spiegelnden Fläche zusammenfügen.

Die Radien schillernder Federn sind stets verbreitert, abgeplattet und um 90° gedreht, sodass sie dem Beschauer ihre Breitseite zuwenden (ELSAESSER 1925 und RENSCH 1925).

Von den untersuchten Arten zeigt der Pfau die intensivste Ausbildung der Schillerstruktur. Während bei allen übrigen Arten nur ein Abschnitt des Radius modifiziert ist (Distal- oder Basalmodifikation), kommt bei ihm eine totale Umbildung des Radius vor (Totalmodifikation). Vielfach modifiziert er auch noch die Bogenradien, selbst in Bezirken, in welchen sie durch die Hakenradien vollständig überdeckt sind, während die übrigen Arten (ausgenommen die Kolibris) nur die Hakenradien umbilden.

Bei keinem der vorliegenden Federtypen, weder beim Grundtypus noch bei seinen Modifikationen, kommt Drehung der Bogenradien im proximalen Teil der Feder vor.

Der Vollständigkeit halber sei hier noch angeführt, dass im proximalen Teil der Feder die Schillerstruktur an der Basis der Äste fehlt. In diesen Partien zeigt sich hellbraune bis weisse Färbung. Diese Struktur ist stets von Nachbarfedern bedeckt; sichtbar sind nur die schillernden Partien.

2. MODIFIKATION A (AUGENFEDER MIT BRUCHSTELLE).

Betrachten wir nun die caudal von Nr. XVI/12 inserierten, an Grösse zunehmenden Federn ¹ Nr. XII/14, XI/15 und VII/15. (Abb. 5, 11, 6, 47—49.)

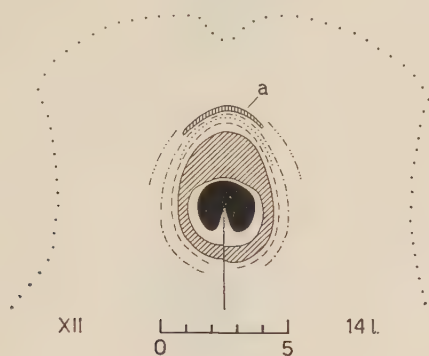


ABB. 5. — ♂ A. (ad.)
Legende auf S. 40.

Wir beobachten bei XII/14 (Abb. 5, 47) distal, im Bereich des Randstreifens 4, an der Grenze zwischen kompaktem und lockerem Fahmenteil, eine schmale Zone, in welcher die Aeste stark verdünnt erscheinen; sie soll im folgenden als *Bruchstelle* bezeichnet werden. Die Einbuchtung in der Kontur, hervorgerufen durch Verkürzung der distalen Aeste, erscheint hier ebenfalls verstärkt. Auch hier zeigen die verkürzten Aeste dieselbe Ausbildung der Spitzen wie beim Grundtypus, und ihre Strahlen sind im Bereich der lockeren Randzone ebenfalls kleiner als diejenigen der übrigen Aeste.

Frassspuren kommen bei allen Federn dieser Modifikation nur noch vereinzelt vor.

¹ Ihre Länge ist der Abb. 38 zu entnehmen.

ABB. 6—10. — ♂ A (ad.).
Legende auf S. 40.

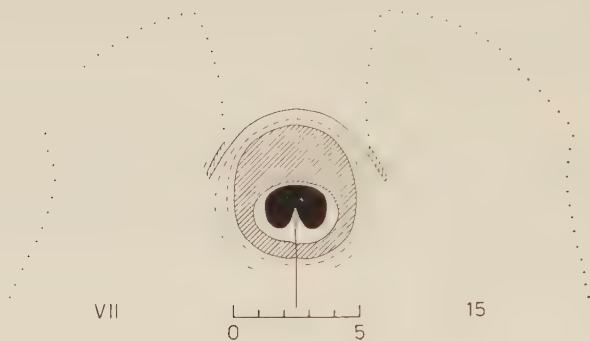


ABB. 6.

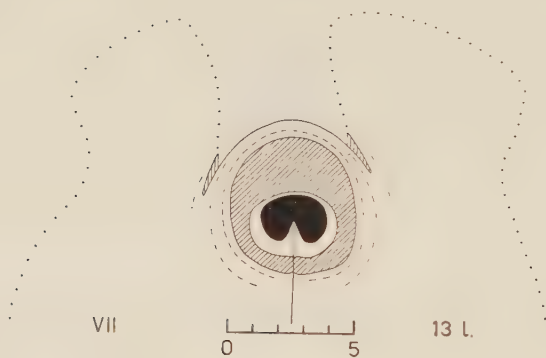


ABB. 7.

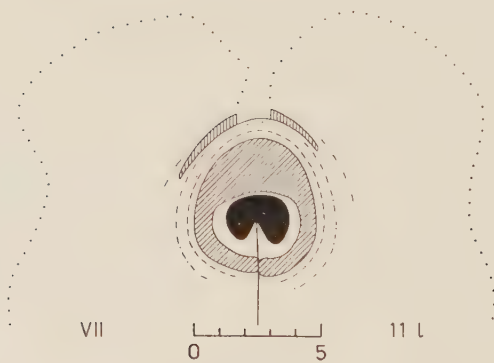


ABB. 8.

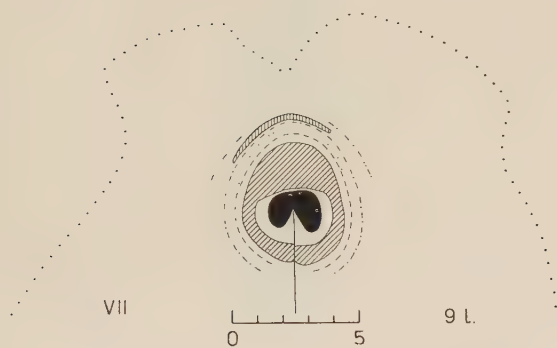


ABB. 9.

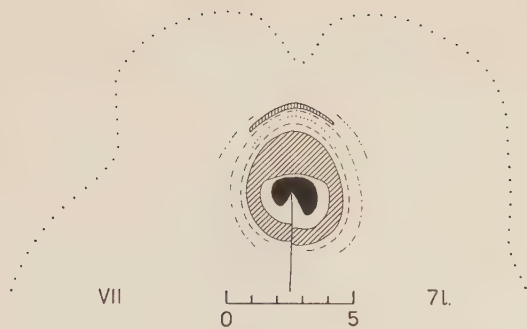


ABB. 10.

ABB. 11—15. — ♂ A (ad.).
Legende auf S. 40.

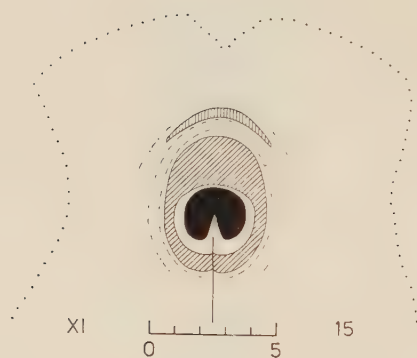


ABB. 11.

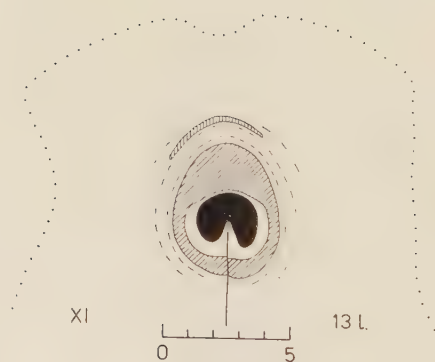


ABB. 12.

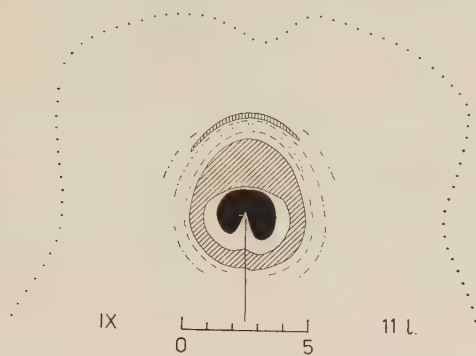


ABB. 13.

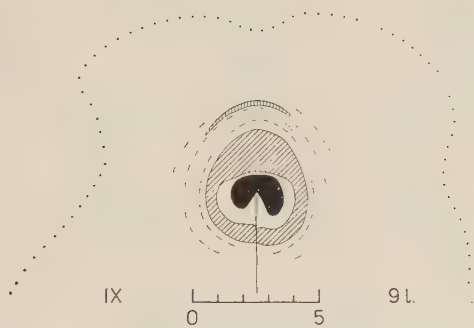


ABB. 14.

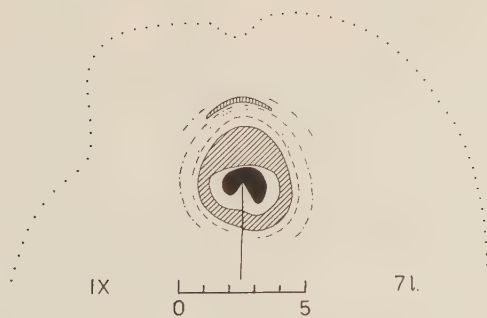


ABB. 15.

Nr. XI/15 (Abb. 11, 48) zeigt Bruchstelle, Verdünnung und Verkürzung der distalen Aeste stärker ausgeprägt.

Bei Nr. VII/15 (Abb. 6, 49) fehlen den distalsten Aesten die Fortsetzungen über der Bruchstelle. Abbildung 60 zeigt, dass es sich nicht um eine mechanische Abnutzung handelt. Diese Federspitze wurde am wachsenden Keim an der Grenze des lebendigen Gewebes abgeschnitten, als erst die äussersten Spitzen der längsten Aeste aus der vertrockneten Scheide herausragten. Der untere Teil der trockenen Scheide wurde erst nachträglich losgelöst, das Auge freigemacht und so das Fehlen der Fortsetzungen über der Bruchstelle festgestellt bevor ein Abnutzen möglich war.

Unter der Binocularlupe zeigt sich an der Bruchstelle dieselbe rudimentäre Ausbildung der Radien wie bei den Frassspuren. Hier geht die Degeneration aber weiter: der Ast wird ebenfalls reduziert bis zum vollständigen Entwicklungsunterbruch, sodass eventuell noch gebildete distale Fortsetzungen der Aeste von den zugehörigen Basalstücken abfallen mussten (vgl. S. 74). Bei schwacher Ausprägung der Bruchstelle zeigt sich deutlich, dass die Hakenstrahlen stärker von der Degeneration erfasst sind als die Bogenstrahlen. Dasselbe gilt für die Hakenradien im Bereich der Frassspuren. An den proximalsten, noch die Bruchstelle aufweisenden Aesten erscheinen auch beim Übergang zu den normalen Verhältnissen immer zuerst die Bogenstrahlen wieder.

FRANK (1939) hat bei fast allen Vertretern der Anseres und bei manchen andern Vogelarten einen ähnlichen Radienschwund beobachtet, welcher aber stets an den distalen Enden der Aeste lokalisiert ist. Auch in diesen Fällen fehlen die Hakenradien über eine grössere Strecke des Astes als die Bogenradien. Radienschwund steht bei den von Frank untersuchten Beispielen in klarem Zusammenhang mit der Färbung des Gefieders. Wir werden später (Kap. VII) sehen, dass ihm auch beim Pfau eine besondere optische Bedeutung zukommt.

Bei Modifikation A fehlen, wie beim Grundtypus, an einer Reihe von Aesten die proximalen Bogenradien (Abb. 29, 30, vgl. Abb. 28).

Die Bruchstelle bildet sich bei Nr. XII/14 im Randstreifen 4. Mit fortschreitender Ausprägung rückt sie im Farbmuster proximal-

wärts vor und schneidet gleichsam den distalen Teil des dritten und einen Teil des zweiten Randstreifens ab. Ein schmaler äusserster Saum behält stets die Farbe des vierten Randstreifens bei.

3. MODIFIKATION B (GOLDSCHUPPENFEDER).

Gehen wir vom Follikel XVI/12 in cranialer Richtung weiter, so finden wir eine zweite Modifikation des Grundmusters bei Nr. XVII/15, XVIII/14, XIX/15 (Abb. 16, 51, 52, 53). Der dunkel-

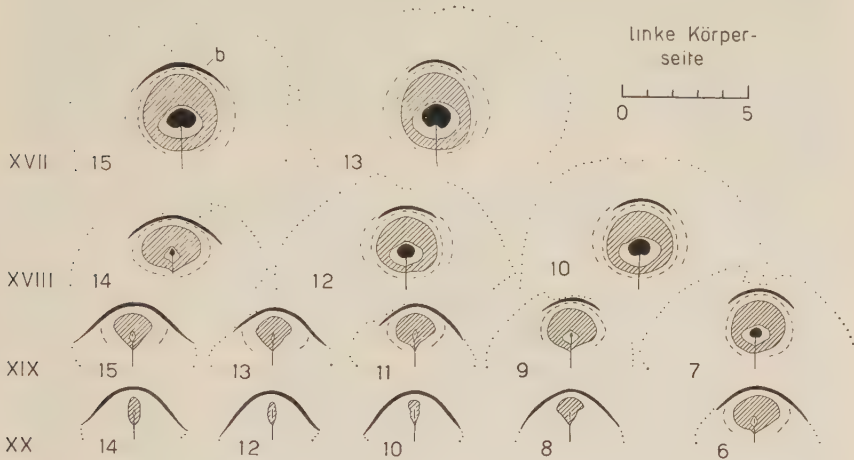


ABB. 16. — ♂ A (ad.).
Legende auf S. 40.

grüne Randstreifen 3 erfährt zunächst distal über eine kleine Strecke eine scheinbare Aenderung der Farbe: er wirkt samt-schwarz. Verbunden mit fortschreitender Ausbildung dieses S a m t r a n d e s werden die distal davon liegenden Astabschnitte zunehmend kürzer und schmaler; bei Nr. XIX/15 bildet er praktisch den äusseren Abschluss der Feder. Ein ganz schmaler schillernder Saum ist noch festzustellen; er fehlt bei XXI/15 den distalsten Aesten, bei den cranialer inserierten Federn verschwindet er ganz.

Wie bei den oben beschriebenen Federtypen fehlen auch hier bei Nr. XVII/15 und XVIII/14 den verkürzten Aesten, welche die distale Einbuchtung bilden, die Spitzen. Auch in den Fällen, in welchen der Samtrand als Federabschluss auftritt, stehen die apicalsten Samtstrahlen unter demselben Winkel zum Schaft wie

die proximal anschliessenden. Meist setzt sich hier der Ast noch ein kurzes Stück über das distalste Strahlenpaar fort.

Auch hier wird der Samteffekt, wie beim Samtrand des ersten Augenfeldes, durch *schillernde* Radien erzeugt, welche dem Beschauer die Schmalseite zuwenden. Verstärkt wird er noch durch Aufbiegen des gesamten Radius gegen den Beschauer.

RENSCH (1923) fand die Samtfedern mancher Paradiesvögel ebenfalls durch schillernde, ungedrehte Radien gebildet. Er spricht die Vermutung aus, dass die „ausserordentlich enge Stellung der Radien, wie auch die eigenartigen, langen, die samartige Wirkung hervorrufenden Zähne der einzelnen Radiuszellen“ eine Drehung derselben verhindern. Da beim Pfau im Bereich des Samtrandes weder die Abstände zwischen den Radien kleiner sind als in den schillernden Bezirken, noch zahnartige Fortsetzungen vorkommen, kann diese mechanische Erklärung hier nicht gelten.

Bei Nr. XVII/15 und XVIII/14 folgt distal auf den schwarzen Randstreifen ein Bezirk mit der Tendenz, die Strahlen parallel zum Ast zu legen, wie dies an den Frassspuren und an der Bruchstelle zu beobachten ist. Bei der Modifikation B sind die Strahlen aber stets vollständig ausgebildet.

Auch diese Modifikation weist sehr wenige Frassspuren auf.

Wie beim Grundtypus und der Modifikation A fehlen den proximalen Aesten von Nr. XVII/15 die basalen Bogenradien (Abb. 31, vgl. mit Abb. 28-30); bei XVIII/14 und XIX/15 sind sie überall vorhanden.

Der vierte Randstreifen ist bei diesem Typus nur noch als schwacher Schimmer zu erkennen und wird hier nicht mehr berücksichtigt.

Der Samtrand bildet sich bei Feder Nr. XVII/15 im dunkelgrünen Randstreifen 3, unmittelbar proximal anschliessend an den Ort der Bruchstelle (Randstreifen 4). Bei der Feder Nr. XV/15 von Männchen B (ad.), welche sowohl Samtrand als auch Bruchstelle erkennen lässt, stimmt der distale Rand des Samtstreifens mit dem proximalen der Bruchstelle überein. Mit fortschreitender Ausbildung rückt der Samtrand in gleicher Weise wie die Bruchstelle im Farbmuster in proximaler Richtung vor und schneidet den violetten Randstreifen 2 allmählich vollständig ab. Der Randstreifen 1 bleibt stets erhalten. Am Ende der Reihe bildet der distale Rand des Samtstreifens den Abschluss der Feder, wie bei

der Modifikation A der entsprechende proximale Rand der Bruchstelle. Gleichzeitig verarmt das eigentliche Augenmuster: zuerst fällt das innerste Feld aus, dann wird das zweite bis auf einen Schaftstrich reduziert.

4. MODIFIKATION D (HALBMONDFEDER).

Im caudal auf Nr. VII/15 folgenden Follikel wird eine von der Grundform stark abweichende Feder gebildet (Abb. 59). Ihre distalsten Äste sind einer konkaven Linie entlang verkürzt. Es handelt sich auch hier nicht um eine mechanische Abnutzung. Bei wachsenden Federn konnten mehrmals solche Federspitzen aus der vertrockneten Scheide herausgeschält und ihre endgültige Halbmondform festgestellt werden. Die Spitze der verkürzten Äste wirkt auch hier abgebrochen, da der Winkel, den die distalsten Radien zum Ramus bilden, gegenüber demjenigen der proximal anschliessenden Strahlen unverändert ist und dazu noch — wie bei den Goldschuppenfeldern — der Ramus über das distalste Strahlenpaar hinausragt. Distal bricht der Ramus ohne Verdünnung ab, eine Ausbildung, die nicht erlaubt, an die Möglichkeit des Abschnürens von distalen Astfortsetzungen zu denken. Die etwas längeren Äste, die überleiten zu den Hörnern des Halbmondes, sind an ihren distalen Enden nur mit Bogenradien besetzt.

Auf den Ästen, welche die Hörner des Halbmondes bilden, können vereinzelt Frassspuren festgestellt werden. In ihren basalen Abschnitten fehlen diesen Ästen über eine grössere Strecke die Bogenradien (Abb. 34); dadurch entsteht eine „Lichtung“ in der kompakten Federfläche.

Unterhalb des Halbmondes vergrössern sich die Abstände zwischen den Insertionsstellen der Äste beträchtlich und werden dann proximal wieder kleiner. Diese in den grossen Abständen inserierten Äste sind ausserordentlich lang. Sie reichen bis zur Spitze der Hörner des Halbmondes (Abb. 34, 59).

Die Halbmondfedern tragen kein Augenmuster; sie schillern gleichmässig braun-golden bis grün-golden, ausgenommen ein matt-schwarzes Querband, das nicht scharf abgegrenzt werden kann und in Form und Grösse variiert.

Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Federtypen, bei welchen im allgemeinen Haken- und Bogenradien mehr oder

ABB. 17—23. — ♂ A (ad.).
Legende auf S. 40.

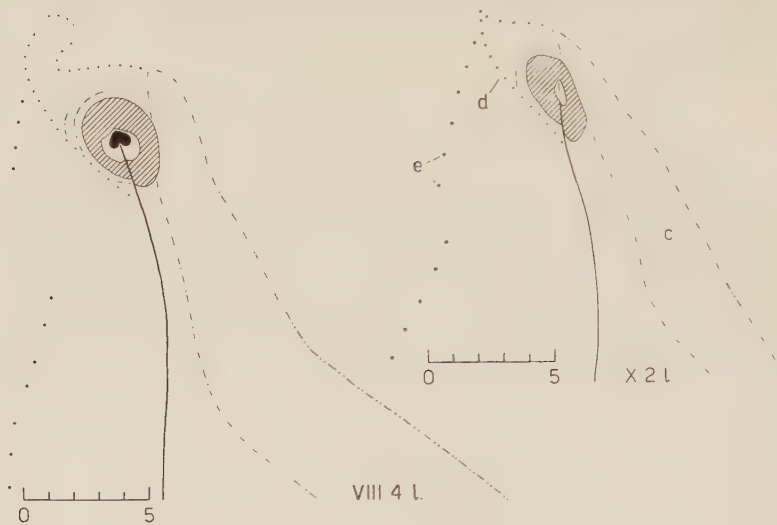


ABB. 18.

ABB. 17.

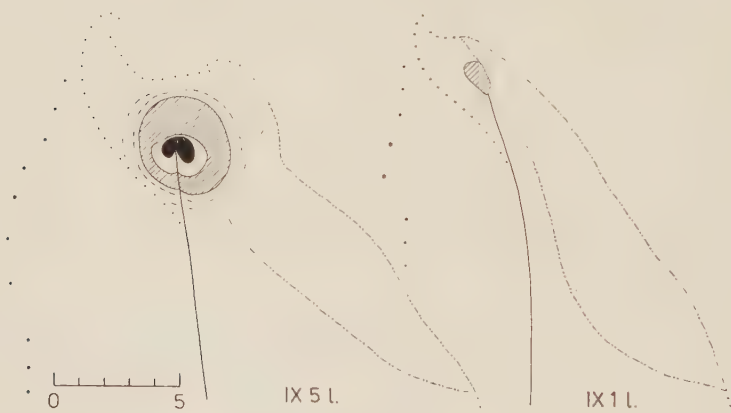


ABB. 19.

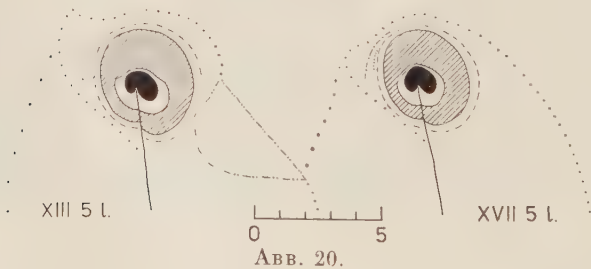
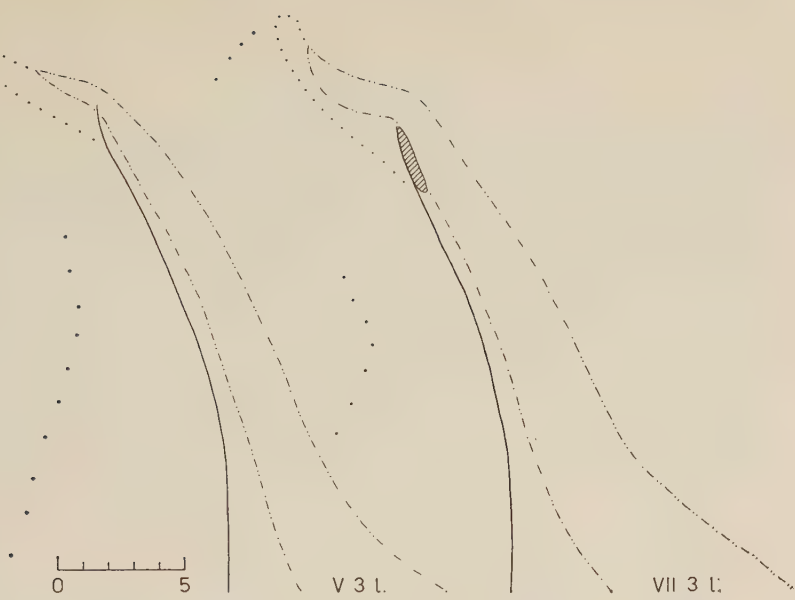
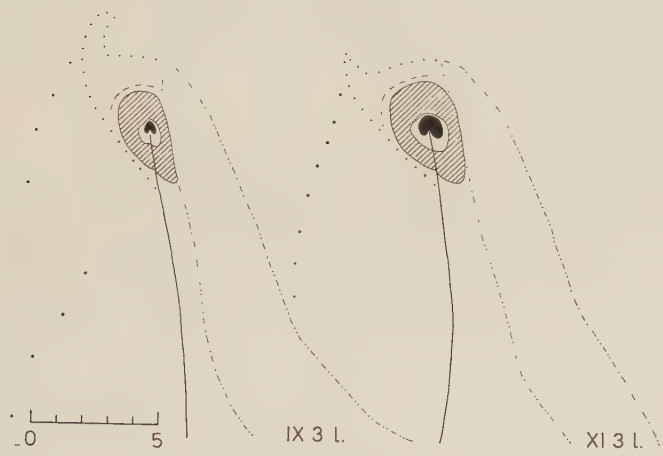


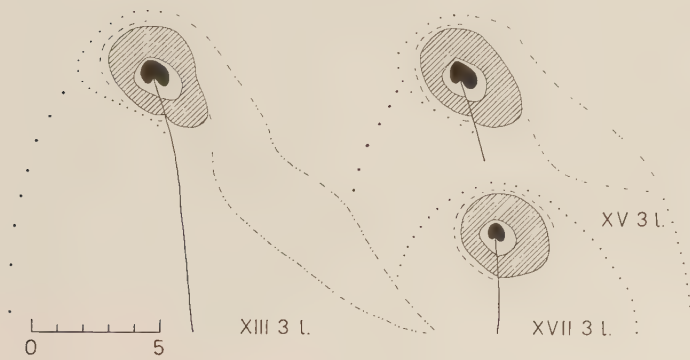
ABB. 20.



АВВ. 21.



АВВ. 22.



АВВ. 23.

weniger gleichmässig zur Schillerstruktur umgebildet sind, zeigt sich hier ein deutlicher Unterschied zwischen den beiden Strahlentypen. Die Hakenstrahlen allein bewirken das Schillern der Feder. Von der Breitseite betrachtete Bogenradien schillern nur schwach in einem metallischen, schwärzlich-goldenen Ton. Weil ihnen überall, ausser an den Astenden, die Drehung um 90° fehlt, erscheinen sie schwarz. Ähnlich verhält es sich mit den Hakenradien im Bereich des schwarzen Flecks; zudem unterscheiden sie sich auch in ihrer Form von den übrigen Hakenradien der Halbmondfeder durch grössere Anzahl der Häkchen und Ausbildung eines Penulums.

5. MODIFIKATION C (LATERALFEDER).

Eine vierte Modifikation des Grundtypus zeigen die lateral inserierten Federn Nr. XIII/5, XI/3, X/2, V/3 (Abb. 20, 22, 17, 21, 55, 56, 57, 58). Zunächst fällt auf, dass die beiden Fahnenhälften in stärkerer Masse als bei den bisher beschriebenen Typen asymmetrisch ausgebildet sind. Wir beschreiben sie deshalb gesondert.

1. Der *Medianfahne* fehlt bei allen unseren Beispielen die lockere Randzone bis auf eine laterale Spitze, die, wie wir später sehen werden, auch noch wegfallen kann. Die Äste dieser lateralen Spitze sowie diejenigen der kompakten Fahne sind bei XIII/5 und XI/3 in ihrem distalen Abschnitt dünn und brüchig (Abb. 55, 56). Dies ist darauf zurückzuführen, dass die Strahlen erstens verkleinert sind und zweitens nicht in der üblichen Weise beidseitig vom Ast abstehen, sondern gegen den Beschauer hin aufgeklappt sind, sodass sich die Spitzen der Haken- und Bogenradien berühren. Allen diesen dünnen Ästen fehlt, wie den verkürzten Ästen der bisher betrachteten Typen, die typische Spitzenbildung; bei Betrachtung unter der Binocularlupe entsteht auch hier der Eindruck, die Astspitzen seien abgebrochen. Die Verdünnung erstreckt sich von den Astspitzen bis in den Bereich des 1. Randstreifens.

Bei X/2 (Abb. 57) ist diese Erscheinung etwas weniger deutlich ausgeprägt: die Enden der Äste der kompakten Fahne zeigen die aufgeklappten Strahlen noch, bei den Ästen der lateralen Spitze stehen sie in der normalen Weise beidseitig vom Ast ab, sind aber immer noch beträchtlich kleiner als die Strahlen im proximalen

Teil dieser Äste. Bei allen verkürzten Ästen wirkt die Spitze abgebrochen.

Nr. V/3 (Abb. 58) zeigt weder an der lateralen Spitze noch an den verkürzten Ästen die Strahlen in dieser Weise verkleinert oder aufgeklappt. Schon von blossem Auge ist aber zu erkennen, dass den verkürzten Ästen die Ausbildung der Spitze fehlt.

Die Medianfahne dieser Feder besitzt verschiedene Ähnlichkeiten mit der Modifikation D. Zuerst fällt die Ähnlichkeit der Form auf; ferner tragen die Äste von V/3 dieselben Bogenradien in derselben ungedrehten Stellung wie diejenigen des Halbmondtypus (vgl. S. 54), ausgenommen die distalsten Äste, die beidseits die Fransenrandstrahlen ausweisen (Abb. 21, vgl. S. 56). Auch sind die proximal von der kompakten Fahne inserierten Äste ausserordentlich lang; sie reichen, wie beim Halbmond, bis zur Spitze des lateralen Hornes.

Bei allen vier Beispielen der Modifikation C sind proximal von der kompakten Fahne die Äste in relativ grossen Abständen am Schaft inseriert; sie tragen kleinere Strahlen als die entsprechenden Äste der übrigen Typen; zudem fehlen ihnen die Bogenradien in einem grossen Bezirk (Abb. 35, vgl. mit Abb. 28—33). Alle diese Faktoren bewirken, dass bei der Modifikation C auf der Medianfahne erstens der kompakte Teil gegenüber dem proximal anschliessenden lockeren Teil schärfer abgegrenzt erscheint als bei Grundtypus, Modifikation A und B, und dass zweitens der lockere Teil gleichsam weniger substantiell wirkt als bei den bisher beschriebenen Typen (vgl. Abb. 55—58 mit Abb. 46—54).

Es wurde deshalb auf den Zeichnungen dieses Typus die proximale Grenze der kompakten Fahnenfläche als punktierte Linie angegeben. Ferner repräsentiert bei Modifikation C jeder der proximal von der Grenze der kompakten Fahnenfläche stehenden grösseren Punkte die Spitze eines Astes. So können die Abstände zwischen diesen Punkten als Mass für die Abstände zwischen den einzelnen Ästen dienen. Eine Ausnahme bildet XVII/3 (Abb. 23): kompakter und lockerer Fahnteil können hier nicht scharf getrennt werden, es wurde deshalb keine Grenzlinie angegeben, auch stehen die Punkte bei dieser Feder nicht für die einzelnen Astspitzen, sondern geben, wie bei allen andern Typen, nur allgemein den Federumriss an.

Frassspuren treten bei allen diesen Federn auf, bei XIII/5, XI/3 und X/2 auf der Distalseite des Musters bis ins braune Augenfeld hinein (Abb. 55—57).

In gleicher Weise wie bei den Goldschuppenfedern fallen von XIII/5 zu V/3 die Augenfelder von innen nach aussen aus, nur dass hier alle Felder verschwinden (Abb. 20, 22, 17, 21). Bei XIII/5 sind auf der Distalseite des Musters die Randstreifen bis auf den ersten verschwunden, die Äste, welche die laterale Spitze bilden, zeigen noch Reste des zweiten und dritten; sie verschwinden bei XI/3, X/2, V/3 ganz. Gleich wie bei Modifikation B ist der 4. Randstreifen hier nur noch als Schimmer erkennbar. Wir werden ihn auch hier nicht weiter berücksichtigen.

Die Medianfahne von V/3 zeigt dieselbe Farbe wie die Modifikation D, ausgenommen der Fransenrandbezirk, der intensiv grün schillert.

2. Auf der *Lateralfahne* fehlt bei unseren Beispielen die lockere Randzone vollständig, wir werden später sehen, dass sie in einzelnen Fällen noch schwach ausgebildet sein kann. Die distalsten Äste zeigen bei XIII/5 und XI/3 (Abb. 55, 56) an ihren Enden auch die aufgeklappten Strahlen wie die Äste der Medianfahne, ebenso fehlt ihnen die Ausbildung der Spitze. Bei XI/3 schliesst sich eine grosse Anzahl von Ästen zur kompakten Fahnenfläche zusammen. Auf ihrer distalen Hälfte tragen sie beidseitig verlängerte, intensiv grünschillernde Strahlen. Die mit diesen Strahlen besetzte Fläche fällt als besonderes Musterelement auf; wir bezeichnen sie deshalb als *Fransenrand*. Der Einfachheit halber sollen im folgenden auch lockere Fahnenabschnitte, welche die typischen verlängerten Strahlen aufweisen, als Fransenrand bezeichnet werden; einen solchen sprechen wir z. B. auch Nr. XIII/5 zu (vgl. Abb. 55 mit Abb. 20). Von XIII/5 zu V/3 schliesst sich eine zunehmende Anzahl von Ästen zur kompakten Fahnenfläche zusammen, die gleichzeitig immer schmaler wird (Abb. 56, 57, 58). Damit dehnt sich auch der Fransenrand in distaler und proximaler Richtung aus, bis er, wie V/3 zeigt, auch die distalsten Äste der medianen Fahne erfasst.

Im Bereich des Fransenrandes zeigen sich grosse Unregelmässigkeiten in der Ausbildung der Astspitzen: oft setzt sich der Ast über die distalsten Strahlen fort, oft ist er an der Spitze nur noch einseitig mit Strahlen besetzt, oft ist er am Apex gespalten. Auch hier scheinen die Astspitzen „abgebrochen“.

Der Fransenrand ist stets von einer grossen Zahl von Frasspuren durchsetzt; diese vermehren sich bei vergrössertem Fransenrand.

Wie in der Medianfahne sind Frasspuren auch in der Lateralfahne auf der Distalseite vorhanden und rücken dort bis ins braune Augenfeld vor (Abb. 55—57).

Von den Randstreifen ist auf der Lateralfahne höchstens der erste erkennbar, von XIII/5 zu V/3 werden dieser und das braune Augenfeld durch den Fransenrand mehr und mehr verdrängt. Gleichzeitig verschwinden auch die innern Augenfelder nacheinander von innen nach aussen, sodass zuletzt auf der schmalen kompakten Fläche nur noch der Fransenrand übrigbleibt.

Die proximalen Äste der Lateralfahne zeigen Ausfall der Bogenradien in einem grossen Bezirk (Abb. 35, vgl. mit Abb. 28—33), in dem auch die Hakenradien sehr klein sind. Dadurch wirkt dieser Bezirk viel weniger kompakt als der Fransenrand (am deutlichsten auf Abb. 58).

Bei allen Federn des Bezirkes C, welche noch das Auge tragen, kann der 1. Randstreifen auf der Distalseite des Musters zwar noch deutlich erkannt werden, auf Distanz tritt er aber infolge der oben beschriebenen Verdünnung der Äste kaum in Erscheinung. Auch wirkt der distale Rand des braunen Augenfeldes nicht so scharf gezeichnet wie bei den übrigen ocellenträgenden Typen, da durch die bis ins braune Augenfeld vordringenden Frasspuren die Struktur stark aufgelockert wird.

Ferner muss noch erwähnt werden, dass der Fransenrand gegen den angrenzenden Musterteil (braunes Augenfeld, 1. Randstreifen, Grundfarbe) nicht scharf abgegrenzt ist, zum einen deshalb, weil in seiner Grenzzone die Äste auf der einen Seite Fransenrandstrahlen, auf der anderen dagegen solche von der Farbe des angrenzenden Musterelementes tragen können, zum andern weil zwischen den verschiedenen Strahlentypen der aneinandergrenzenden Musterelemente Übergangsformen vorkommen.

Auch sind bei stark verarmtem Muster (z. B. IX/3, IX/1, X/2, Abb. 22, 19, 17 etc.) die Grenzen zwischen den einzelnen Augenfeldern abgeschwächt dadurch, dass an den Übergangsstellen distale und proximale Radien eines Astes verschieden gefärbt sein, und auch Spitze und Basis eines Strahles verschiedene Farbe tragen können.

In diesen Mischregionen tritt je nach dem Einfallswinkel des Lichtes die eine oder andere Farbe stärker hervor.

Auch bei den stark verarmten Federn der Modifikation B sind die Grenzen der Augenfelder ähnlich verwischt.

TABELLE III

Signaturen der verschiedenen Federtypen des adulten Hahnes.

- ⊙ Grundtypus (vgl. Nr. XVI/12, Abb. 4, 46).

Modifikation A.

- ⊙ a) Den distalsten Ästen fehlt die Fortsetzung über der Bruchstelle (vgl. Nr. VII/15, Abb. 6, 49).
 ○ b) Fortsetzungen über der Bruchstelle vorhanden (vgl. Nr. XII/14, Abb. 5, 47).

Modifikation B.

- a) Der Samtrand bildet den Abschlussrand der Feder. Das Auge ist meist verarmt, selten ist das erste Augenfeld noch als schmaler Streifen vorhanden (vgl. Nr. XIX/15, Abb. 16, 53).
 ● b) Distal bildet der Samtrand praktisch den Abschlussrand, proximal ist die lockere Randzone vorhanden. Alle 3 Augenfelder sind vorhanden, das erste aber stark reduziert (Nr. XIX/9, Abb. 16).
 m. ● 1. c) Medianfahne wie b, Lateralfahne wie a (Nr. XIX/11, Abb. 16, 54).
 ⊙ d) Lockere Randzone ausgebildet, stets alle 3 Augenfelder vorhanden (vgl. Nr. XVII/15, Abb. 16, 51).

Modifikation C.

- a) Mit Fransenrand ohne Auge (vgl. Nr. V/3, Abb. 21, 58).
 ⊙ b) Mit Fransenrand, nur zweites oder zweites und drittes Augenfeld vorhanden, erstes höchstens als schmaler Streifen (vgl. Nr. X/2, Abb. 17, 57).
 ⊙ c) Mit Fransenrand und allen 3 Augenfeldern, drittes durch Fransenrand stellenweise verdrängt (vgl. Nr. XI/3, Abb. 22, 56).
 ○ d) Mit Fransenrand und allen 3 Augenfeldern; keine Verdrängung durch Fransenrand (vgl. Nr. XIII/5, Abb. 20, 55).
 ○ e) Ohne Fransenrand mit allen 3 Augenfeldern (vgl. Nr. XVII/5, Abb. 20).

Fransenrand nimmt wachsenden Bezirk der Feder ein von d zu a

- ⊂ *Modifikation D* (vgl. Nr. V/13, Abb. 59).

→ Weist auf eine Feder, welche gewisse Anklänge zeigt an den Typus, von welchem er herkommt.

⊗ Federmuster im Zwischenstadium zwischen Juvenil- und Adultausprägung.

— — — Begrenzt die Region innerhalb des Bezirks C, in welcher die Medianfahnen der Federn gewisse Eigenschaften des Halbmondtypus erkennen lassen (s. S. 66).

Besonders auffallend ist, dass bei Federn, welche noch das ganze Auge, gleichzeitig aber einen dichten Fransenrand aufweisen (z. B. XI/3, Abb. 22, auch VIII/4, Abb. 18 usw.), proximal vom braunen Augenfeld, im inneren (gegen den Schaft gerichteten) Teil des Fransenrandes sich noch Spuren des braunen Augen-

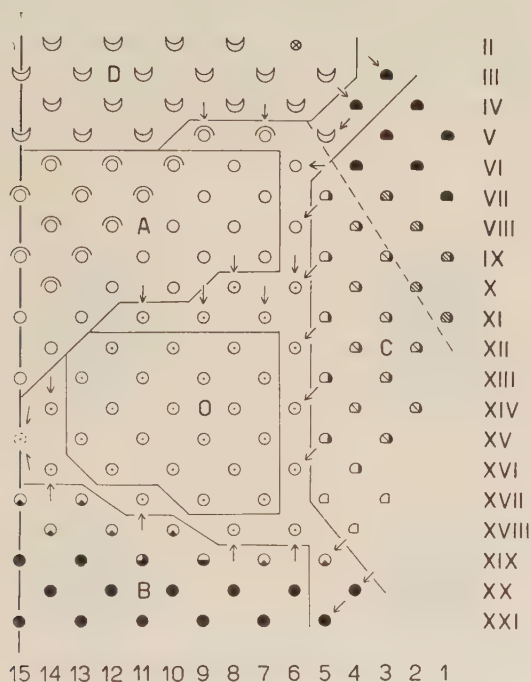


ABB. 24.
(Vgl. Tab. III)

Anordnung der Federtypen bei Männchen A (ad.), linke Körperseite.

feldes finden, die sich proximalwärts über eine längere Strecke verfolgen lassen. (Wir werden auf S. 92 auf diese Erscheinung zurückkommen.) In dieser Region des Fransenrandes tragen viele Äste verschieden gefärbte Strahlen, und zwar sind stets die Hakenstrahlen grün, die Bogenstrahlen braun mit grüner Spitze. Da die Hakenstrahlen die Bogenstrahlen teilweise überdecken, das lebhafte Grün auch viel stärker wirkt als das Braun, treten im Gesamtbild diese Zonen als Fransenrand auf.

III. VERTEILUNG DER VERSCHIEDENEN FEDERTYPEN DES ADULTEN HAHNES IM RADBEZIRK

Wie wir in Kapitel I festgestellt haben, bildet die dorsale Medianlinie die Symmetrieachse des Flurabschnittes, mit dem wir uns hier beschäftigen. Die beidseits der Symmetrieachse liegenden Flurhälften sind nicht nur bezüglich der Anlagenanordnung, sondern

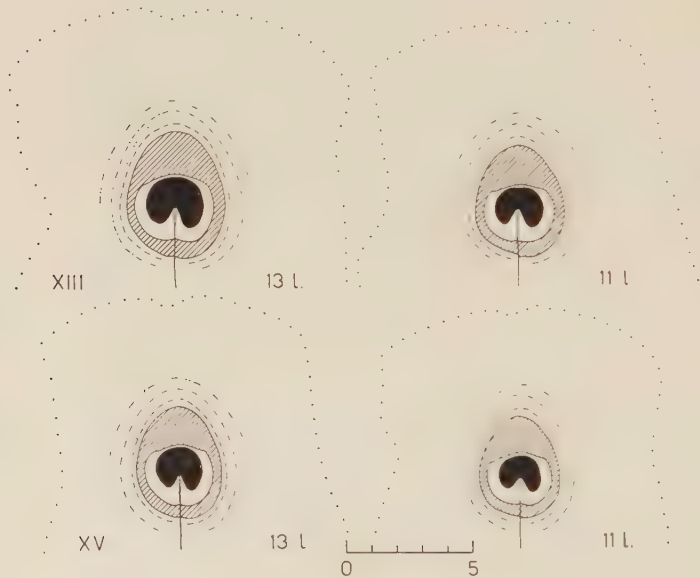


ABB. 25. — ♂A (ad.).

Legende auf S. 40.

auch bezüglich des Federmusters Spiegelbilder. Wir können uns in der folgenden Beschreibung daher wieder auf eine Hälfte der Flur beschränken.

Auf Abb. 24 ist die Anordnung der verschiedenen Federtypen auf der linken Hälfte des Radbezirks von Männchen A (ad.) schematisch dargestellt. Die Signaturen des Grundtypus und seiner Modifikationen sind in Tabelle III aufgeführt. Die Zugehörigkeit einer gegebenen Feder zu einer bestimmten Modifikation kann meist leicht an einem typischen Merkmal, wie Bruchstelle, Samt-

rand, Fransenrand ¹ oder Halbmondform, erkannt werden. Es gibt allerdings auch Zwischenformen, die Merkmale zweier Modifikationen aufweisen, oder Federn des Grundtypus, die das eine oder andere Merkmal einer Modifikation in nur schwacher Ausprägung zeigen. Jene Zwischenformen wurden durch das Symbol derjenigen Modifikation wiedergegeben, der sie näher stehen, diese letzteren durch das Symbol des Grundtypus. Alle diese Federn sind durch einen Pfeil gekennzeichnet.

Wir können der Verteilung der verschiedenen Federtypen entsprechend den dargestellten Flurabschnitt in verschiedene Bezirke

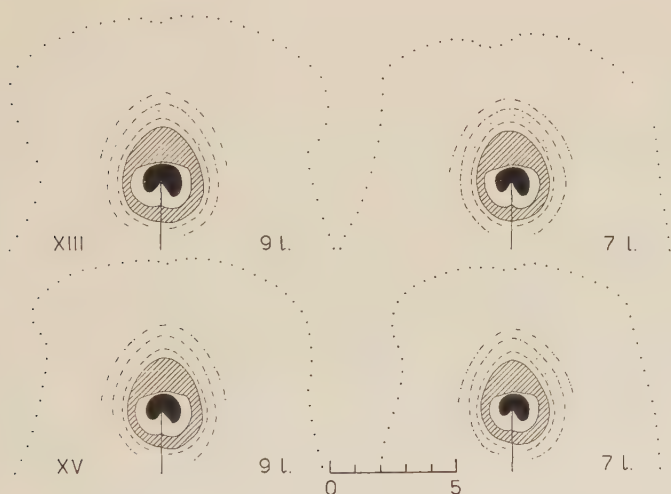


Abb. 26. — ♂A (ad.).

Legende auf S. 40.

einteilen. Der Bezirk des Grundtypus soll mit O bezeichnet werden; für die Bezeichnung der übrigen Bezirke wollen wir die Kennbuchstaben der darin enthaltenen Modifikationen verwenden.

Die besonders markierte Feder XV/15 fehlte bei Männchen A, als das Tier in meinen Besitz gelangte. Die Bestimmung des Musters dieser Feder geschah auf Grund von Vergleichen mit den 3 andern Individuen, die mir zur Verfügung standen.

¹ Die Federn No. XVII/3, XVII/5, XVIII/4 werden zur Modifikation C gerechnet, obwohl ihnen der Fransenrand fehlt. Die Ausführungen in den folgenden Kapiteln begründen diese Zuteilung.

1. BEZIRK O (Abb. 25, 26).

Die Federn des Bezirks O weisen alle die 3 Augenfelder, die 4 Farbränder und die lockere Randzone auf. Die Form der Augenfelder ist bei allen Federn sehr ähnlich; das dritte, das in den anderen Bezirken die stärkste Variabilität zeigt, ist überall mehr oder weniger spitz eiförmig. Die lockere Randzone zeigt stets distal eine schwache Einbuchtung. Die Grösse des Musters nimmt entlang den Querreihen in medianer, entlang den Längsreihen in caudaler Richtung graduell zu, ebenso der Asymmetriegrad mit wachsender Entfernung der Anlage von der Medianlinie.

2. BEZIRK A (Abb. 6—15).

Allen Federn des Bezirks A sind die 3 Augenfelder, die 4 Farbränder, die lockere Randzone und die Bruchstelle eigen. Die Farbränder und die lockere Randzone können auch nur teilweise ausgebildet sein. Bei den lateral von der Medianlinie inserierten asymmetrischen Federn ist die Bruchstelle und die Einbuchtung in der lockeren Randzone auf der Medianfahne stets stärker ausgeprägt als auf der lateralen. Die auf der Medianlinie inserierten Federn sind symmetrisch. Die Ausprägung der Bruchstelle und der Einbuchtung in der lockeren Randzone nimmt entlang den Längsreihen in caudaler, entlang den Querreihen in medianer Richtung zu. Mit dieser Zunahme geht eine Veränderung der Farbränder 2 und 3 und des braunen Augenfeldes zusammen: die distale Partie des Farbrandes 3 wird schmaler und verschwindet zuletzt ganz (Abb. 8); dann wird auch der 2. Farbrand schmaler, von ihm bleibt aber stets noch ein Streifen erhalten (Abb. 6, 7). In denselben Richtungen wird das braune Augenfeld auf der Distalseite abgeflacht.

Wie beim Grundtypus nimmt der Asymmetriegrad des Augenchmusters mit der Entfernung von der Medianlinie zu, ebenso ist eine Grössenzunahme des Musters in denselben Richtungen wie beim Grundtypus festzustellen.

3. BEZIRK B (Abb. 16).

Während wir alle übrigen Bezirke in ihrer ganzen Ausdehnung berücksichtigen, beschränken wir uns auf den caudalen Abschnitt

dieses Bezirks, der sich bis zum Hals fortsetzt, da die in unserem Zusammenhang bedeutsamen Änderungen in diesem Abschnitt auftreten.

Die Musterelemente, die allen Federn dieses Bezirks zukommen, sind zweites und drittes Augenfeld und Samtrand. Das erste Augenfeld, die Farbränder 1—3 und die lockere Randzone können mehr oder weniger vollständig ausgebildet sein oder ganz fehlen.

Bei den lateral von der Medianlinie inserierten Federn ist der Samtrand auf der lateralen, die lockere Randzone auf der medianen Fahne stärker ausgebildet. Die Verstärkung des Samtrandes nimmt entlang den Längsreihen in cranialer, entlang den Querreihen in medianer Richtung zu. In denselben Richtungen wird die lockere Randzone kleiner, bis sie bei XIX/15 und der Querreihe XX verschwunden ist.¹

In denselben Richtungen verschwinden der dritte und der zweite Farbrand, zuerst auf der Distalseite des Musters, dann auch proximal. Der erste Farbrand wird etwas breiter, und bei XX/8—14 bildet derselbe grün-goldene Ton, wie ihn der Farbrand 1 aufweist, die Grundfarbe der Feder. Mit dem Verschwinden der Farbränder verändern sich auch die Augenfelder: das braune Feld wird auf der Distalseite flacher, dann zieht es sich noch von der Proximal- und Lateralseite her zurück, wird dreieckförmig und ist zuletzt nur noch als kleine spindelförmige Marke sichtbar. Mit dem äusseren verkleinern sich auch die inneren Augenfelder. Das erste wird zuerst spindel-, dann strichförmig, zuletzt verschwindet es ganz. Das zweite macht dieselben Formveränderungen durch, bleibt aber stets als Streifen erhalten. Die 3 Augenfelder stehen offenbar in gegenseitiger Abhängigkeit: die Grösse der kleineren wird durch die nächstgrösseren bestimmt; wird vom äusseren eine gewisse Grösse unterschritten, so fällt zuerst das innerste aus. Dieses Verhalten entspricht der *Verarmungsregel*, die nach Untersuchungen der Muster verschiedener Schmetterlingsarten aufgestellt wurde (HENKE 1948 und früher). Sie besagt, dass bei Verkleinerung der Muster die inneren Teile stets vor den äusseren ausfallen. Da das Muster des Schmetterlingsflügels auf

¹ Bei allen cranial von Reihe XX inserierten Federn bildet der schwarze Samtrand den Federabschluss.

eine ganz andere Weise entsteht als das Federmuster¹, muss diese Gesetzmässigkeit in den beiden Fällen auf ganz verschiedenen physiologischen Vorgängen beruhen. Der Verarmungsregel gehorchen nur die Augenfelder, nicht auch die Farbränder, die von aussen nach innen verschwinden.

Das Ausmass der Musterasymmetrie ist bei diesen unterschiedlichen Federn nicht zu vergleichen. Es lässt sich nur feststellen, dass die Federn auf der Medianlinie symmetrisch und alle lateral davon inserierten Federn asymmetrisch sind.

4. BEZIRK C (Abb. 17—23).

Die Federn dieses Bezirks zeigen untereinander grosse Unterschiede. Kein Element des Farbmusters kommt auf allen Federn vor. Von der lockeren Randzone können Teile vorhanden sein, sie kann auch vollständig fehlen. Sie verschwindet immer zuerst von der lateralen Fahne; kommt sie auf beiden Fahnen vor, dann ist der Anteil der Medianfahne stets grösser als derjenige der Lateralfahne. Ausser auf den 3 cranialsten Federn des Bezirks ist der Fransenrand überall vorhanden; in den meisten Fällen beschränkt er sich auf die Lateralfahne; nur bei den caudalsten Federn greift er auch auf die distalen Äste der Medianfahne über. Die lockere Randzone wird in cranialer und in lateraler Richtung kleiner: Bei VII/5 besitzen beide Fahnen zwei laterale Hörner, beide sind etwas breiter und länger als bei IX/5 (Abb. 19). Gehen wir von IX/5 in cranialer Richtung weiter, so erscheinen die beiden Hörner zunehmend verkürzt, bis das laterale ganz verschwindet (XIII/5, Abb. 20) und das mediane nur noch eine leichte Ausbuchtung der Kontur bildet (XVII/5, Abb. 20). Die Medianfahne zeigt bei allen übrigen Längsreihen des Bezirks dieselben Verhältnisse: das Horn der lockeren Randzone wird kürzer, je cranialer die Feder inseriert ist, bis es schliesslich ganz verschwindet (Längsreihe 3, Abb. 21—23). Genau so ändert die Medianfahne entlang den Querreihen in lateraler Richtung ihre Form (Querreihe IX, Abb. 19, 22; Querreihe XIII und XVII, Abb. 20, 23).

¹ Der Schmetterlingsflügel entwickelt sich durch mehr oder weniger gleichmässiges Flächenwachstum, während beim Federwachstum von einer bestimmten Wachstumszone her stets neues Material nachgeschoben wird.

Von der *Lateral-fahne* verschwindet die lockere Randzone viel rascher. Lateral der Längsreihe 5 finden wir sie nur noch bei VIII/4 und X/4, wo das Horn als schwache Ausbuchtung der Kontur zu erkennen ist; allen anderen Federn fehlt sie. Bei diesen Federn fällt nun eine andere Reduktion der Fahne auf, die dem beschriebenen Abbau der lockeren Randzone entgegentläuft: die Lateral-fahne wird immer schmaler je *caudaler* die Feder inseriert ist; diese Verschmälerung erstreckt sich über einen wachsenden Abschnitt der Feder (Abb. 23-21, Längsreihe 3). Gleichzeitig dehnt sich der Fransenrand immer mehr gegen Spitze und Basis der Feder aus. Denselben Formwandel lässt andeutend die Lateral-fahne bei Längsreihe 5 erkennen, indem die seitliche Einbuchtung der Konturlinie umso deutlicher wird, je *caudaler* die Feder inseriert ist (XIII/5, IX/5, Abb. 20, 19). Mit der Verstärkung der Einbuchtung wird auch hier der Fransenrand länger. In gleicher Weise nehmen Verschmälerung und Fransenrand entlang den Querreihen in lateraler Richtung zu (Querreihe IX, Abb. 19 und 22; Querreihe XIII, Abb. 20, 23).

Während in *caudaler* Richtung Verlängerung des Fransenrandes und Verlängerung der Feder zusammengehen (vgl. Abb. 38) und stets die absolute Länge des Fransenrandes zunimmt, laufen in lateraler Richtung Verlängerung des Fransenrandes und Verlängerung der Gesamtfeder einander entgegen. Trotzdem nimmt bis zur Längsreihe 2 die absolute Länge des Fransenrandes zu, nur von hier bis zur Längsreihe 1 nimmt sie ab. Der prozentuale Anteil des Fransenrandes an der Gesamtlänge ist aber bei Längsreihe 1 grösser als bei 2.

Das vollständigste Farbmuster dieser Zone findet sich in Längsreihe 5 (Abb. 19 und 20). Beide Fahnen zeigen alle 3 Augenfelder, auf der Lateral-fahne ist nur der erste, auf der Medianfahne sind die Randstreifen 1-3 deutlich ausgebildet; 2 und 3 nur auf den Aesten, welche das laterale Horn der lockeren Randzone bilden. Während die Federn dieser Reihe ein im Wesentlichen gleichbleibendes Muster aufweisen, verarmen alle übrigen Federn in *caudaler* Richtung.

Dies gilt in lateraler Richtung allgemein für die Querreihen. Auch hier gehorchen die Augenfelder der Verarmungsregel, während die Randstreifen von aussen nach innen ausfallen.

Den verschiedenen Formveränderungen der beiden Fahnen entsprechen solche des Augenmusters. Auf der Medianfahne zieht

es sich gleichsam von der Proximalseite zurück, ähnlich wie bei den Goldschuppenfedern, auf der Lateralfahne wird es von der Seite her durch den vorrückenden Fransenrand verdrängt und verlängert sich gegen die Proximalseite hin; so entsteht bei einzelnen Federn der Eindruck, das Auge werde vom Fransenrand plattgedrückt (Abb. 17, 22, 23).

Die Verarmung kann auf den beiden Fahnen mit unterschiedlicher Geschwindigkeit fortschreiten; bei VII/3 (Abb. 21) ist das braune Augenfeld nur noch auf der Lateralfahne festzustellen, bei IX/1 (Abb. 19) ist es von der Lateralfahne fast verschwunden, auf der Medianfahne aber noch deutlich sichtbar usw.; die Tatsache, dass bei der Längsreihe 5 2. und 3. Farbrand nur auf der Medianfahne auftreten, weist ebenfalls auf eine Unabhängigkeit zwischen den beiden Fahnen hin.

Betrachten wir die Längsreihe 3 von XVII/3 zu V/3 (Abb. 23-21), so gewinnen wir den Eindruck, die beiden Fahnen strebten geradezu zwei verschiedene Endformen an. Die Endform der Lateralfahne ist spezifisch für den Bezirk C, die Endform der Medianfahne aber zeigt grosse Aehnlichkeit mit dem Halbmondtypus (Ausbildung der Strahlen, Länge der proximal von der kompakten Fahne inserierten Aeste etc., vgl. S. 55). Die bezirksspezifischen Merkmale, die sich auf der Medianfahne mehr und mehr ausprägen, je stärker die sonstige Halbmondähnlichkeit wird, sind die verkleinerten Hakenstrahlen und das Fehlen der Bogenstrahlen auf den langen, proximal von der kompakten Fahne inserierten Aesten (S. 55); diese Aeste erscheinen zuletzt nur noch als dünne Fäden, wie Abbildung 58 zeigt.

Bei XVII/3 (Abb. 23) z. B. nehmen die Abstände zwischen den proximal von der kompakten Fahne inserierten Ästen noch ganz allmählich zu wie beim Grundtypus, auch sind die Hakenradien noch nicht verkleinert und die Bogenradien fehlen nur an der Basis der Äste.

Diese verschiedenen Tendenzen der beiden Fahnen sind auch bei den Längsreihen 4, 2 und 1 deutlich erkennbar. Die auf Abbildung 24 durch den Bezirk C gezogene durchbrochene Linie soll einen Eindruck davon vermitteln, wie weit cranialwärts die Halbmondeigenschaften bei jeder Längsreihe ungefähr zu verfolgen sind.

5. BEZIRK D (Abb. 42, A).

Die Federn des Bezirks D sind einander durchaus ähnlich. Sie zeigen keine Elemente des Augenmusters, sondern nur den schwarzen Fleck.

Die Federn auf der Medianlinie zeigen symmetrischen Aufbau, die lateral davon inserierten dagegen stets eine leichte Asymmetrie. Die wahrscheinlich bestehenden Unterschiede des Asymmetriegrades zwischen den einzelnen Federn konnten mit unseren Methoden nicht erfasst werden.

Zusammenfassend sei nochmals festgehalten:

Die Federn des Bezirks O besitzen ein optimales Muster, dessen sämtliche Elemente in allen angrenzenden Bezirken vorkommen.

Die Federn der Bezirke A-C sind jede durch eine eigene typische Bildung (Bruchstelle, Samtrand, Fransenrand) und verschiedene Reduktionen der lockeren Randzone gekennzeichnet und unterscheiden sich so von allen Federn anderer Bezirke.

Innerhalb eines Bezirks können die einzelnen Federn ihre typischen Merkmale stark variieren; diese Aenderungen entwickeln sich graduell in bestimmten Richtungen von Feder zu Feder, und zwar im allgemeinen vom Bezirk O aus zentrifugal verstärkt.

Der zunehmenden Ausprägung der spezifischen Merkmale eines Bezirks entspricht die Verarmung des Optimalmusters, welches gänzlich verschwinden kann. In allen Bezirken folgt die Verarmung derselben Gesetzmässigkeit.

Eine Ausnahme bildet der Bezirk D, keine seiner Federn trägt das Augenmuster.

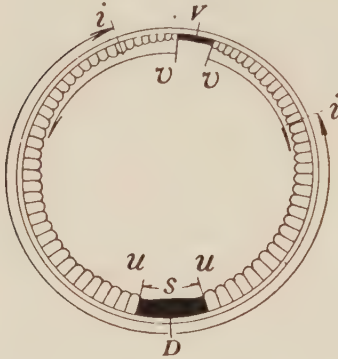
IV. BILDUNG NEUER FEDERFORMEN DURCH
REDUKTION VON AESTEN

Vergleichen wir die Formen der verschiedenen Feder-typen, d.h. der mustertragenden Region der Radfedern mit der Form der weniger spezialisierten Juvenilfedern, mit der Form von Federn anderer Körperregionen, von solchen des Weibchens und solchen anderer Hühnerarten, die sich alle gleich verhalten, so zeigt sich, dass die Federn des Grundbezirks nur leicht von der

Normalform abweichen (distale Einbuchtung), während in allen anderen Bezirken aussergewöhnliche Formbildungen wie starke distale Einbuchtung und beträchtliche Asymmetrie auftreten. Wir können demnach die Formen der Modifikationen gegenüber dem Grundtypus als spezialisierte bezeichnen.

Im folgenden möchten wir zeigen, wie die besonders geformten Pfauenfedern von der Normalform abgeleitet werden können.

Zuerst sei eine kurze Beschreibung der in unserem Zusammenhang interessanten Wachstumsvorgänge im regenerierenden Federkeim gegeben. Die neueren Untersuchungen über die Entwicklung der Feder wurden vor allem durch amerikanische Autoren wie LILLIE, JUHN, FRAPS u.a.m. durchgeführt; dabei wurden stets Hühnerfedern, vor allem solche der Brown Leghorn-Rasse verwendet. Neuere Zusammenfassende Darstellungen der Federentwicklung finden sich bei LILLIE 1942, WILLIER 1948, MAYAUD 1950.



Transverse section at the base of the feather germ, diagrammatic. D, dorsal limit of the germ; V, ventral limit. In formation of the initial complement, barbs are laid down from D to i in each collar limb. In the main vane region barbs are laid down at v; tangential growth carries barbs from v to u in each collar limb. The shaft primordium is indicated by S. This region is initially defined as the point of union of the primary ridges; it increases in the direction of the arrows at S, and at the base of the feather comes to involve the entire circumference of the collar. (Nach Fraps und Juhn 1936a.)

ABB. 27.

Von einer ringförmigen Zone des Ektoderms, das die mesodermale Federpapille bedeckt, dem Kragen („collar“, LILLIE und JUHN 1932), wird das Zellmaterial zur Bildung der eigentlichen Feder geliefert. Bei der Neubildung der Feder entstehen zuerst auf der Dorsalseite des Keims (Abb. 27), im Kragen, eine mehr oder weniger grosse Anzahl von Astleisten gleichzeitig¹ (bei sehr

¹ Die Beobachtung von LILLIE & JUHN (1932), nach welcher Keime in der 1. Phase der Federbildung entweder keine oder eine beträchtliche Anzahl von Astleisten zeigen, spricht dafür, dass eine Anzahl der apicalsten Leisten gleichzeitig entsteht. Die Autoren weisen darauf hin, dass theoretisch aber auch diese ersten Leisten sukzessive in einer bestimmten zeitlichen Ordnung entstehen könnten, bevor das axiale Wachstum einsetzt. Für unsere Untersuchungen spielt es keine Rolle, welche Alternative zutrifft, da für uns nur von Bedeutung ist, wieviele Leisten vorhanden sind, wenn das axiale Wachstum einsetzt.

spitzen Federn nur das dorsalste Paar). Diese beginnen gleichzeitig in axialer Richtung zu wachsen, und weitere Leisten entstehen nun sukzessive in dorsoventraler Reihenfolge, bis der Kragen besetzt ist. Haben die zuerst gebildeten Leisten eine bestimmte Länge erreicht, welche von Feder zu Feder differiert, dann verschmelzen die zwei dorsalsten Äste an ihrer Basis und bilden die Spitze des Schaftes, der unmittelbar darunter emporwächst. Nach einer bestimmten Zeit (bei verschiedenen Federn verschieden) verschmelzen die beiden dem Schaft benachbarten Äste an ihrer Basis mit dem Schaft, und die übrigen Äste beginnen an ihrer Basis in ventrodorsaler Richtung gegen den Schaft hin nachzurücken, um dann sukzessive mit ihm zu verschmelzen. Neue Leisten entstehen nun nur noch sukzessive auf beiden Seiten des ventralen Dreiecks („ventral triangle“, LILLIE und JUHN 1932) und werden gleich von der Transversalbewegung erfasst.

JUHN und FRAPS 1936 und FRAPS und JUHN 1936a bestimmten auf der regenerierten, vollkommen verhornten Feder die Punkte, welche im Keim gleichzeitig zu wachsen anfangen. Die Linie, welche diese Punkte verbindet, wurde als C-Isochrome bezeichnet. Vor allem aus der Form der Fehlstreifen und des Federrandes konnten die Autoren Rückschlüsse ziehen auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Feder. Diese können folgendermassen ausgedrückt werden: Während einer bestimmten Zeitspanne nehmen der Schaft und alle vorhandenen Äste um dieselbe Länge zu.

Aus geometrischen Erwägungen folgt, dass die C-Isochronen gerade Linien sein müssen, wenn alle Äste parallel sind, und dass sie einen Winkel von 45° zum Schaft¹ bilden, wenn alle Äste in rechtem Winkel zu ihm stehen (genauere Angaben über die Präparationsmethoden bei JUHN und FRAPS 1936).

Wie wir gesehen haben (S. 68), wird bei der Neubildung der Feder zuerst eine Anzahl Astleisten gleichzeitig angelegt. Da das Wachstum bei allen diesen Leisten gleichzeitig einsetzt, müssen die Spitzen der daraus entstehenden Äste auf einer C-Isochrome

¹ Da der Durchmesser des Schaftes bei manchen Federn gegen die Basis zunimmt, bildet die Linie, die die Verschmelzungspunkte der Äste mit dem Schaft verbindet, auf jeder Seite einen kleinen Winkel zur Axe des Schaftes. Daher müssen alle Winkel von dieser Linie aus gemessen werden. Der Einfachheit halber sprechen wir aber im folgenden von Winkeln, die vom Schaft aus gemessen sind.

liegen. Diese Isochrone wurde als *O - Isochrone* bezeichnet (Juhn und Fraps 1936). Die O-Isochrone geht durch die Spitzen der zuerst angelegten Äste, die in der fertigen Federfahne apical liegen, sie geht aber nicht durch die Spitze des Schaftes, die durch Verschmelzung der Basen der beiden dorsalsten Äste gebildet wurde, also erst nachdem schon Längenwachstum stattgefunden hat. Wird die Feder so montiert, dass der Schaft gerade ist und der apicalste (dorsalste) Ast auf jeder Fahnenhälfte in einer Linie mit dem Schaft liegt, dann kann die O-Isochrone auf beiden Fahnenhälfen konstruiert werden als eine Linie, die von der Spitze der beiden apicalsten Äste ausgeht und auf jeder Seite des Schaftes einen Winkel von 45° bildet. Werden andere Äste in rechtem Winkel zum Schaft angeordnet, dann müssen diejenigen, deren Spitzen die O-Isochrone berühren, gleichzeitig zu wachsen anfangen haben. Aus Juhn und Fraps' Schluss über die Wachstumsgeschwindigkeit von Schaft und Ästen folgt, dass kein Ast die O-Isochrone überschneiden kann; diese bildet demnach eine Konturtangente der Feder. Die auf Abbildung 33 dargestellte Goldschuppenfeder kann hier zur Illustration dienen, wenn wir für den Augenblick davon absehen, dass ihre Form durch sekundäre Entwicklungsprozesse zustandekommt.

Die Bedeutung von Juhn und Fraps' Untersuchungen für die vorliegende Arbeit liegt darin, dass sie es mittels einer einfachen Konstruktion festzustellen ermöglichen, welche Punkte auf verschiedenen Ästen gleichzeitig zu wachsen anfangen.

Während Juhn und Fraps die Federn so montierten, dass die Äste in einem Winkel von 90° zur Linie der Astschaftverschmelzung (oder zur Axe des Schaftes) standen, und sie ihre Messungen unter dem Mikroskop direkt an der Feder oder an Photographien derselben durchführten, musste ich wegen der Grösse der Objekte die Methode etwas abwandeln. Die Länge der Äste und die Abstände zwischen ihren Insertionstellen am Schaft wurden direkt gemessen und die Werte in ein Koordinatensystem eingetragen, in der Weise dass die mittlere Axe für beide Fahnenhälften die Linie der Astschaftverschmelzung repräsentiert und die Äste in rechtem Winkel auf dieser Linie stehen.

1. GRUNTYPUS.

Die O-Isochrone bildet beim Grundtypus (XVI/12, Abb. 28, vgl. Abb. 4, 46) nicht die Konturtangente, sondern wird von proximaler am Schaft inserierten Ästen überschritten. Die C-Isochrone, welche die längsten Astspitzen tangiert, wird mit O' bezeichnet. Bei Annahme der gleichen axialen Wachstumsgeschwindigkeit aller Teile des Federkeims können wir diesen Befund folgender-

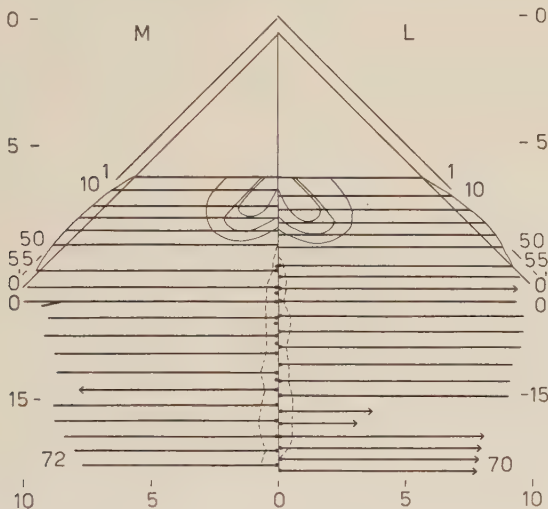


ABB. 28. — ♂ A, (ad.) XVI, 12 l.

Legende zu Abb. 28—35.

- O & O' C-Isochronen, verbinden Punkte, welche im Keim gleichzeitig gebildet werden.
- M Medianfahne.
- L Lateralfahne.
- Von den symmetrischen Federn wurde stets nur die linke Fahne dargestellt.
- Umriss der drei Augenfelder (vgl. mit Abb. 4): feine Linien.
- Bruchstelle.
- Samtrand.
- Fransenrand.
- — — — — Bezirk ohne Bogenstrahlen.
- — — — — Abgebrochene Äste.
- — — — — Nur jeder 10. Ast eingezeichnet.
- — — — — — Jeder Ast eingezeichnet.

Aus darstellungstechnischen Gründen konnte bei Abb. 28—31 und 34—35 im distalen Teil der Feder nur jeder 10. Ast eingezeichnet werden, im proximalen Teil wurden alle Äste eingesetzt. Der Umriss der Feder wurde im distalen Teil durch eine Linie angegeben. Bei Abb. 32 und 33 konnte auf der ganzen Länge des dargestellten Federteils nur jeder 10. Ast eingetragen werden.

Die vom distalen Pol aus gezählten Astnummern wurden neben den Spitzen der Äste angegeben.

Am unteren und seitlichen Rand ist ein Maßstab in cm angebracht, der O-Punkt des horizontalen Maßstabs liegt auf der Verschmelzungslinie von Ästen und Schaft, der O-Punkt des vertikalen Maßstabs auf der Höhe der Spitze der Konturtangente der betreffenden Fahne.

massen interpretieren: Bei der Neubildung der Feder sind zuerst die Äste, welche die O'-Isochrone berühren (Nr. 22-42, Medianfahne bzw. 24-39, Lateralfahne) gleichzeitig oder nahezu gleichzeitig (cf. Anm. S. 68) entstanden. Sie seien im folgenden **e r s t e r A s t s c h u b** genannt. Darauf wurden dorsal vom ersten Schub in ventro-dorsaler Reihenfolge die Äste 21-1 (Medianfahne), bzw. 23-1 (Lateralfahne) sukzessive gebildet, im folgenden als **e r s t e d o r s a l e A s t s u k z e s s i o n** bezeichnet. Gleichzeitig setzte, ventral an den ersten Schub anschliessend, die sukzessive Bildung weiterer Äste in dorsoventraler Reihenfolge ein. Das in ventrodorsaler Richtung verlaufende Entstehen der ersten dorsalen Astsukzession weicht von der normalen Bildungsweise ab. Da bei den Jugendfedern die Astbildung normal verläuft, deuten wir dies als **R e d u k t i o n**. Wollen wir gleichzeitige Astbildung im ersten Teil der ersten Entwicklungsperiode annehmen, dann müssen wir das Prinzip der gleichen axialen Wachstumsgeschwindigkeit aufgeben. Die Erklärung durch Reduktion bei unveränderten Entwicklungsvorgängen erscheint plausibler als die Annahme eines beim adulten Tier neu auftretenden Entwicklungsprinzips, umso mehr als die Ausbildung der Astspitzen der ersten dorsalen Sukzession auf Hemmungserscheinungen hindeutet. Wir haben auf S. 41 f. gesehen, dass die distalsten Strahlen der reduzierten Äste denselben Winkel zum Ast bilden wie die proximal daran anschliessenden, im Gegensatz zu den distalsten Strahlen an normalen Federspitzen, die sich fast parallel zum Ast stellen. Dies scheint darauf hinzudeuten, dass diese Astenden einem proximaleren Niveau des Astes entsprechen.

KUHN 1932 hat nach experimenteller Entwicklungsunterbrechung dasselbe, was wir hier an den Strahlen vorfinden, an den Federästen beobachtet: „In den Fällen, bei denen ein Federindividuum nach kurzem Entwicklungszustand wieder die Bildung von Fahnenstruktur aufnimmt, stehen die Rami unter dem Winkel zum Schaft, unter dem sie normalerweise an der betreffenden Schaftstelle angeordnet sind.“ Dass die Äste der ersten dorsalen Sukzession stets kleinere Strahlen tragen als die übrigen Äste, könnte ebenfalls eine Reduktionserscheinung sein.

2. MODIFIKATION A.

Die Feder Nr. XIII/15 (Abb. 29, vgl. Abb. 50) zeigt dieselbe Reduktion der distalsten Äste wie der Grundtypus (Äste Nr. 1—25). Hier sind die Äste aber stärker reduziert. Wie beim Grundtypus fehlen auch hier der ersten Sukzession die typischen Astspitzen,

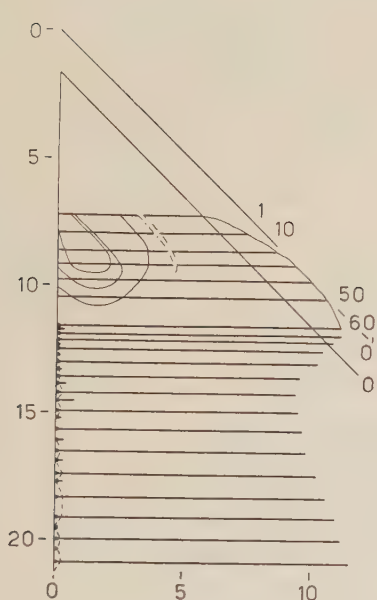


ABB. 29. — ♂ A (ad.), XIII, 15.

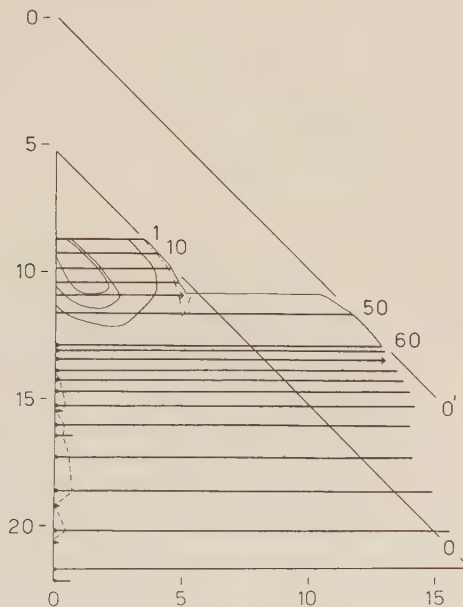


ABB. 30. — ♂ A (ad.), VII, 15.

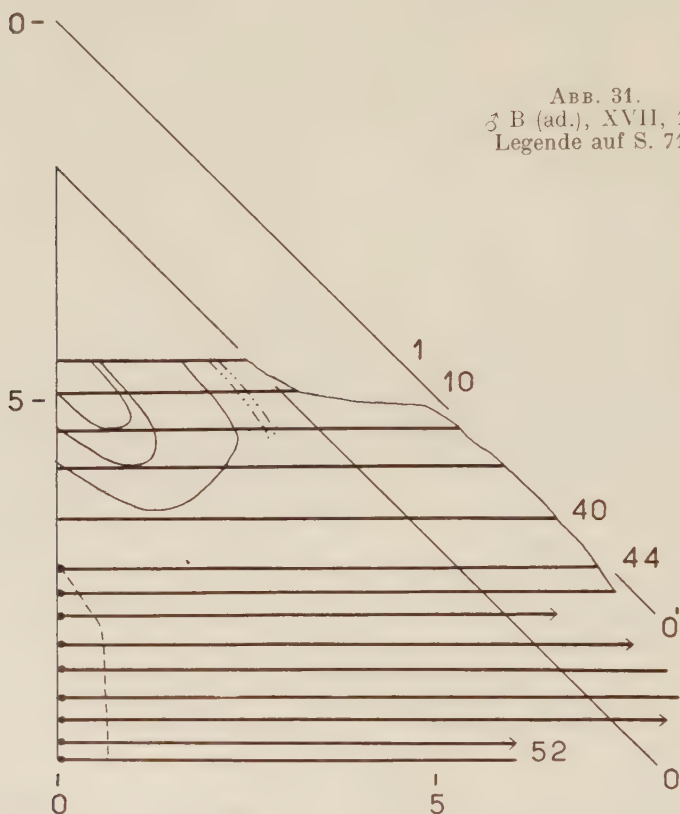
Legende auf S. 71.

auch sind die Strahlen der reduzierten Äste kleiner als diejenigen der übrigen Äste.

Auch die Feder Nr. VII/15 (Abb. 30, vgl. Abb. 6, 49) zeigt die Ausbildung der ersten dorsalen Sukzession (48 Äste). Die beim Grundtypus und bei XIII/15 kontinuierlich verlaufende Konturlinie der ersten dorsalen Sukzession bricht hier beim 39. Ast¹ plötzlich ab, und die distal davon inserierten Äste beginnen erst

¹ Bei den Aesten Nr. 39 und 40 sind die distalen Fortsetzungen über der Bruchstelle nachträglich abgebrochen. Die zurückgebliebenen Aststücke zeigen deutliche Bruchflächen.

an der Bruchstelle, die zunächst unterhalb der O-Isochrone, dann auf ihr verläuft. Die gleichmässige Vertiefung der Kontureinbuchtung von Feder zu Feder, die wir im Bezirk A entlang den Längsreihen in caudaler, entlang den Querreihen in medianer



Richtung beobachtet haben, und die in denselben Richtungen zunehmende Reduktion von Strahlen und Ästen an der Bruchstelle lässt vermuten, dass bei VII/15 mindestens den proximaleren Ästen oberhalb der Bruchstelle Fortsetzungen eigen waren, welche aber im Bereich der Bruchstelle abgetrennt wurden. Bei den distalsten Ästen könnte die Reduktion die Bruchstelle wohl erreicht haben. Wie wir auf S. 48 gesehen haben, erlaubt die Ausbildung der Astenden an der Bruchstelle die Annahme, es habe durch

Unterbruch der Entwicklung ein Abschnüren stattgefunden. Verstärkte Reduktion einerseits der ersten Astsukzession andererseits an der Bruchstelle erklärt also das Entstehen der Form VII/15 aus XIII/15.

3. MODIFIKATION B.

Betrachten wir zuerst die Feder XVII/15. Da sie bei Männchen A stark beschädigt ist (vgl. Abb. 51), wurde auf Abb. 31 die ent-

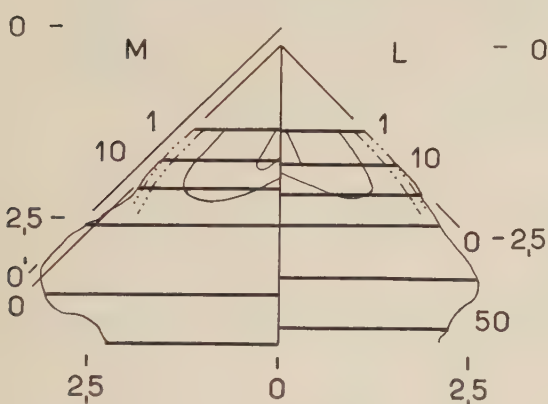


ABB. 32. — ♂ A (ad.), XIX, 11 l.

Legende auf S. 71.

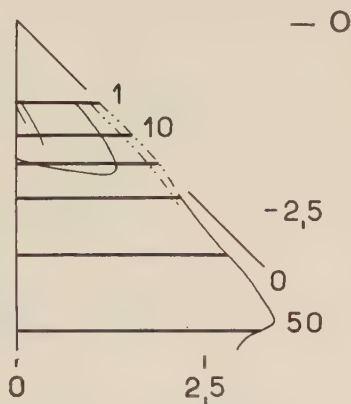


ABB. 33. — ♂ A (ad.), XIX, 15.

sprechende Feder von Männchen B dargestellt, die, abgesehen von geringen Unterschieden in der Länge der Äste, derjenigen von Männchen A entspricht. XVII/15 zeigt ebenfalls Reduktion der ersten dorsalen Astsukzession (Äste 1—20 Männchen A, 1—24 Männchen B). Wie bei den oben beschriebenen Typen tragen auch hier die Äste der ersten dorsalen Sukzession im lockeren Fahnenteil kleinere Strahlen als die übrigen Äste (Abb. 51) und ihre Spitzen wirken abgebrochen.

Bei Nr. XIX/11 (Abb. 32, vgl. Abb. 16, Abb. 54) kann die Verkürzung der ersten Astsukzession auf der medianen Fahne noch festgestellt werden (Äste 1—31) — die Ausbildung dieser Äste ist gleich wie bei XVII/15 —, auf der lateralen Fahne dagegen bildet die O-Isochrone die Konturtangente. Obwohl die Form der Lateral-fahne einer normal gebildeten Feder entspricht, kann es sich nicht um eine Normalbildung handeln, wie aus dem Abstand zwischen O- und O'-Isochrone ersichtlich ist. Bei Normalfedern werden die

TABELLE IV.

Nummer der Feder	Männchen b, juv.				♂ D		♂ A
	1. juv. Sukz.	2. juv. Sukz.	3. juv. Sukz.	4. juv. Sukz.	letzte juv. Sukz.	ad.	ad.
XX/18	52,5	90	96,5	87*	—	—	79,5
XX/20	28	75	87,5	86*	81	74	73
XX/22	30,5	76	85	78	81	73	73

TABELLE IV a.

	Männchen c juv.			♂ D	♂ A
	1. juv. Sukz.	2. juv. Sukz.	3. juv. Sukz.	ad.	ad.
I.					
1	58,5	71	65,5	59,5	—
2	42	81,5	76	59	53,5
3	63,5	79	72	57	53
4	51,5	76,5	59	55	52
5	64,5	75	—	54,5	52
6	60,5	77	70	56	54
7	60	78	71	59,5	57
8	60	78	74	58,5	58
9	60	78,5	70,5	60	58
10	—	76	67	60	58
11	65	77	66	58	56
12	60	77	70	57	54
13	65,5	77	—	56	53
14	60,5	75	—	56	52
15	40	78	74	56	52,5
16	63	77	70	59	54
17	—	57	55,5	59,5	—
II.					
1	45	64	63	55	54
2	65,5	78	68	60	52
3	35	68	80	55	52
4	55	77	59	54,5	52
5	62	78	69	54	51,5
6	—	75,5	72	56	53
7	63	77,5	65,5	57	56
8	43	76	72,5	59,5	57
9	43	75,5	71	59	57
10	67	78	69,5	59	55,5
11	60	78	71	58	55
12	39,5	75	71,5	55,5	52,5
13	62	77	66	55,5	51
14	60,5	77,5	69,5	53	50,5
15	36	70	80	55,5	52,5
16	62	75	69	58	53,5
17	38,5	59	55	58	54

Länge von Goldschuppenfedern bei juvenilen und adulten Hähnen (exkl. Spule).

Tab. IV: Federn der Querreihe XX des untersuchten Bezirks.

Tab. IV a: Federn des Rückens auf der Höhe der Schulterflur, 2 Diagonalreihen, beide Körperseiten. *Rechte Körperseite:* Reihe I, Nr. 17: Lateralste Feder auf Linie *a* (Abb. 2). Nr. 16: Anschliessende Feder derselben Diagonalreihe usw. bis Nr. 9, die auf der Medianlinie des Rückens liegt. Nr. 8-1: dieselbe Diagonalreihe auf der linken Körperseite. Reihe II: Nächstfolgende craniale Reihe.

* Regenerate, die zu einem früheren Zeitpunkt als die normale Sukzession gebildet wurden, da die vorangegangene Sukzession gerupft wurde. Alle übrigen Federn wurden an der Basis abgeschnitten, damit die Normalentwicklung nicht gestört wurde.

Männchen b juv.:

- | | | | |
|---------------------|-----------------------|---------------|---------------------|
| 1. juv. Sukzession: | bei 1. Kontrolle | verhornt, | Tier 15 Wochen alt. |
| 2. juv. Sukzession: | alle Federn innerhalb | 26.—36. Woche | verhornt. |
| 3. juv. Sukzession: | » » » | 45.—62. Woche | » |
| 4. juv. Sukzession: | » » » | 70.—74. Woche | » |

Männchen c juv.:

- | | | | |
|---------------------|-----------------------|---------------|-----------|
| 1. juv. Sukzession: | alle Federn innerhalb | 11.—23. Woche | verhornt. |
| 2. juv. Sukzession: | » » » | 28.—45. Woche | » |
| 3. juv. Sukzession: | » » » | 42.—81. Woche | » |

Männchen D:

Letzte juv. Sukz.: bei 1. Kontrolle verhornt, Tier 2 Jahre 1 Monat alt.
Adultsukzession: 4 Monate später verhornt.

ersten Ästen stets auf beiden Seiten des Keims gleichzeitig angelegt, sodass die konturtangierende O-Isochrone, wie alle von einem proximaleren Schaftniveau gezogenen C-Isochronen, auf den beiden Fahnen symmetrisch ist. Die Reduktion ist bei der Lateralfahne von XIX/11 also offenbar weiter fortgeschritten als auf der medianen.

Aus diesen Verhältnissen können wir schliessen, dass auch bei Feder Nr. XIX/15 (Abb. 33, vgl. Abb. 16, 53) der Samtrand nicht den normalen Federabschluss bildet, sondern dass hier die Reduktion bei beiden Fahnen die Stufe der Lateralfahne von XIX/11 erreicht hat.

Es wäre allerdings auch denkbar, dass der Samtrand bei den cranialen Federn an die Federspitze rückt. Gegen diese Auffassung spricht erstens die Tatsache, dass die Ausbildung der Astspitzen bei den eigentlichen Goldschuppenfedern — bei welchen der Samtrand den Abschlussrand bildet — stets der Ausbildung des Astes auf einem proximaleren Niveau entspricht (vgl. S. 49), zweitens zeigt der Vergleich der eigentlichen Goldschuppen- mit Jugendfedern aus denselben Follikeln, dass die Gesamtlänge der Federn

in der späteren Jugendphase und im Adultzustand gegenüber der Länge in früheren Jugendstadien abnimmt (Tab. IV, IVa); hauptsächlich im Fahnenteil zeigt die Adultfeder auch beträchtlich kürzere Äste als die Juvenilfeder. Wir dürfen wohl annehmen, dass diese Verkürzung sekundär ist, da normalerweise in allen übrigen Radbezirken, beim Weibchen in der ganzen Flur und bei beiden Geschlechtern in den übrigen Körperregionen, die Federlänge vom 1. Juvenil- bis zum Adultkleid zunimmt. Theoretisch könnte eine solche Verkürzung durch veränderte Wachstumseigenschaften, wie Wachstumsgeschwindigkeit usw., als auch durch Reduktion des apicalen Federteils hervorgerufen sein. Da aber in der Übergangszone vom Grundtypus zu den Federn, bei welchen der Samtrand den Federrand bildet, Reduktion einer zunehmenden Anzahl von Ästen festgestellt werden kann (bei XVII/15 20, bei XIX/11 31 Äste), ferner auch die Astenden nicht den normalen Feder spitzen entsprechen, schliessen wir auf Reduktionserscheinungen. Das bedeutet aber nicht, dass keine anderen sekundären Modifikationen der Wachstumsprozesse stattgefunden haben; so ist z. B. die Gesamtzahl der Äste bei der Adultfeder geringer als bei der Juvenilfeder, während sie bei den übrigen Typen zunimmt. Auch sind bei den adulten Goldschuppenfedern die Abstände zwischen den Ästen kleiner als bei den Juvenilfedern, bei den übrigen Typen nehmen sie dagegen vom Juvenil- zum Adultstadium zu. Die adulte Goldschuppenfeder ist also gewissermassen zusammengestaucht. Wir werden auf Seite 91 auf diese Erscheinung zurückkommen.

Die von der Juvenil- bis zur Adultfeder abnehmende Astanzahl steht auch in auffälligem Gegensatz zu den Verhältnissen bei Konturfedern anderer Arten. So hat GOEHRINGER 1951 gezeigt, dass bei Brust- und Scheitelfedern von Amsel und Star sich die Astzahl von der Juvenil- zur Adultfeder stets beträchtlich vergrössert. Wir können dieses Verhalten wohl als Norm betrachten, da in diesen Fällen keinerlei Spezialisierung der Adultfeder vorliegt, Juvenil- und Adultfeder also dieselbe Funktion haben.

Die Entwicklung von der Feder mit distaler Kontureinbuchtung bis zur eigentlichen Goldschuppenfeder können wir uns folgendermassen vorstellen: Die Reduktion erfasst immer mehr Äste, verkürzt sie aber in keinem Fall proximalwärts über das Niveau des Samtrandes hinaus. Die distalsten Äste erreichen dieses Niveau

zuerst (Medianfahne XIX/11); es werden dann nur noch die proximalen Äste weiter reduziert, bis auch sie den Samtrand erreichen (Lateralfahne XIX/11). Der Samtrand bildet also gleichsam eine Arretierungslinie für die Reduktion. Weil diese Arretierungslinie in ihrem distalen Abschnitt eine C-Isochrone bildet und in ihrem proximalen Abschnitt proximalwärts davon abweicht, täuscht die Federform normale Bildungsweise vor.

4. MODIFIKATION D.

Auch hier musste eine Feder von Männchen B dargestellt werden, da bei allen Halbmondfedern des Exemplars A eine grosse Zahl der langen proximalen Äste abgebrochen ist. Kontrollmessungen an Federn von Männchen A ergaben nur geringe Unterschiede, die hier vernachlässigt werden können.

Auch bei den Halbmondfedern (III/15, Abb. 34) finden wir Reduktion der distalen Äste, Diese Äste sind hier auffallend regelmässig verkürzt. Die Reduktion ergreift die distalsten Äste sehr stark, während im ganzen Bezirk stets eine Anzahl proximalerer Äste ihre natürliche Länge beibehalten. Diese Äste zeigen auch die normale Spitzenbildung, während sie den verkürzten fehlt (vgl. S. 51).

Die Abstände zwischen den Verschmelzungspunkten der proximalsten Äste des ersten Schubes (Spitzen der Äste auf O'-Isochrone liegend) sind auffällig gross, grösser als bei jedem anderen Typus: Äste und Schaft wachsen also mehr in die Länge, bevor sie verschmelzen, als bei den andern Federn.

5. MODIFIKATION C.

Im Bezirk C können wir bei Längsreihe 5 eine ähnliche Reduktion der lockeren Randzone wie im Bezirk B beobachten (vgl. IX/5, XIII/5, XVII/5, Abb. 19, 20, mit XVIII/14, XIX/9, Abb. 16). Die caudalsten Federn zeigen eine starke distale Kontureinbuchtung. Betrachten wir als Beispiel die auf Abb. 19 dargestellte Feder Nr. IX/5: Hier sind die langen Äste des Hornes der Medianfahne (die bis zur O'-Isochrone reichen) normal: die Strahlen gehen in normalem Winkel vom Ast ab, auch besitzen die Äste normale Spitzen. Alle verkürzten Äste der Einbuchtung sowie diejenigen

des kurzen lateralen Hornes (die diese O'-Isochrone nicht erreichen), weisen in ihrem distalen Abschnitt die kleinen aufgeklappten Strahlen auf (vgl. S. 54), auch fehlt ihnen die Spitze. Der Einfach-

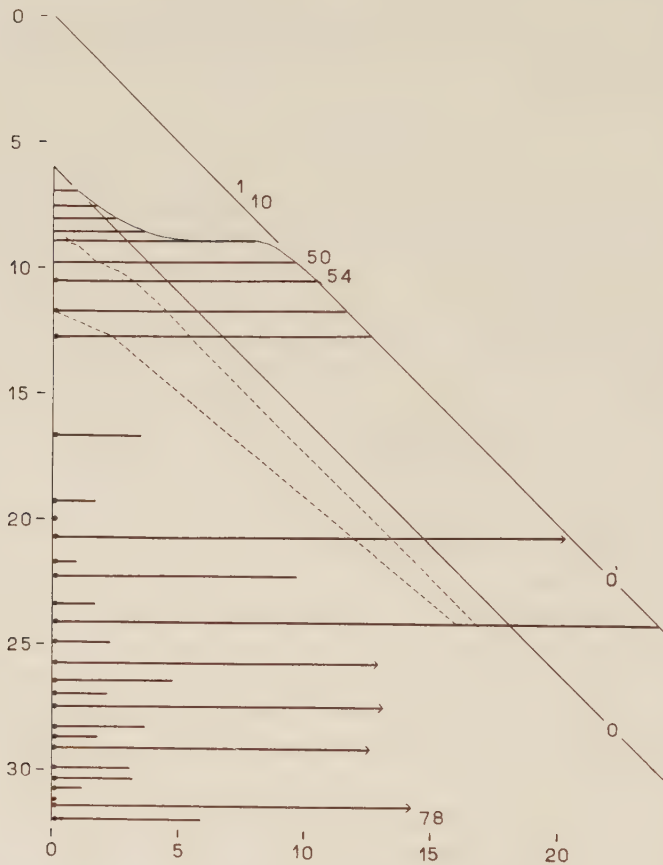


ABB. 34. — ♂ B (ad.), III, 15.

Legende auf S. 71.

heit halber soll im folgenden diese Bildung als Reduktionsstruktur bezeichnet werden, da die kleinen aufgeklappten Strahlen, die zusammengeklebt wirken, den Eindruck rudimentärer Bildungen erwecken und wir auch, wie schon mehrfach gesagt wurde, das Fehlen der Spitze als Reduktionserscheinung betrachten.

Gehen wir in cranialer Richtung weiter bis zu XIII/5 (Abb. 20), dann finden wir, dass hier nur noch 2 Äste des medianen Horns bis zur O'-Isochrone reichen (als Illustration kann Abb. 35 dienen;

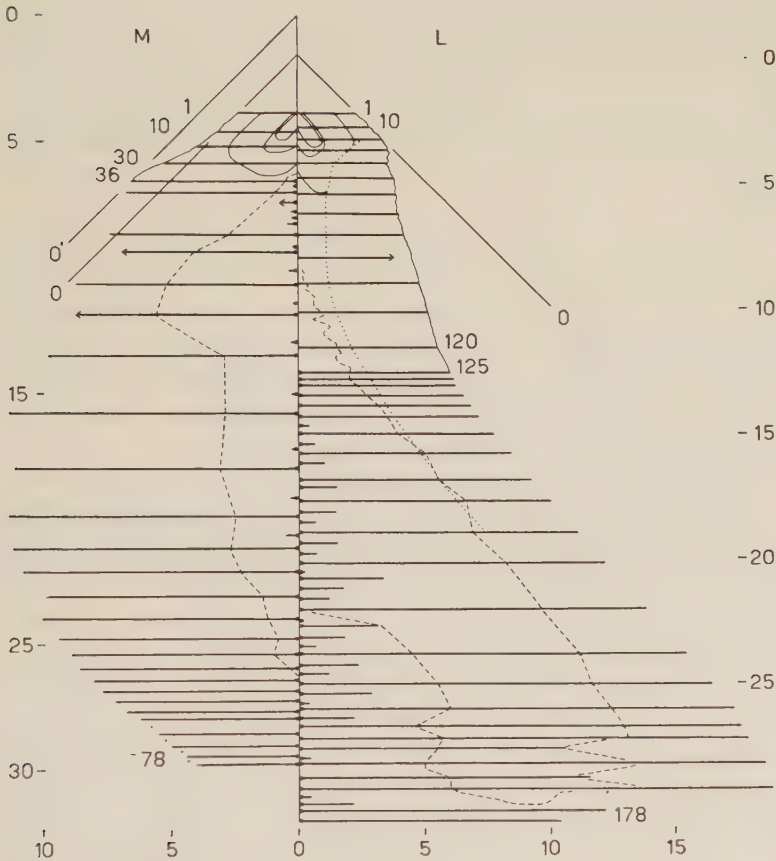


Abb. 35. — ♂ A (ad.), XI, 3 l.

Legende auf S. 71.

die Konstruktion von XIII/5 zeigt für die Medianfahne ungefähr die gleiche Anordnung). Beide weisen, wie alle übrigen Äste, die Reduktionsstruktur auf, auch sie sind offenbar schon reduziert. Bei XVII/5 (Abb. 20) ist das Horn fast verschwunden, und alle Äste zeigen auch hier gleichfalls Reduktionsstruktur.

Aus diesen Verhältnissen schliessen wir, dass ähnlich wie im Bezirk B die Reduktion in caudocranialer Richtung immer mehr proximale Äste erfasst und ebenso bei den distalen Ästen an einer Arretierungslinie Halt macht, sodass die Feder zuletzt Normalform vortäuscht¹.

Die Reduktion ist ein Gesamtvorgang, dessen Ursachen uns nicht bekannt sind. Wir vermuten ein Zusammenspiel verschiedener Faktoren, ein Variationssystem, das wir im einzelnen nicht kennen. Das für die beschriebene Reduktion im Bezirk C verantwortliche System sei im folgenden als **Faktorengruppe 1** bezeichnet.

Wir nehmen nun an, dass die Faktorengruppe 1 in gleicher Weise auch auf die übrigen Längsreihen (4-1) dieses Bezirks wirkt. Die Medianfahne zeigt bei diesen Reihen auch die gleichen Verhältnisse wie bei Reihe 5: das laterale Horn wird kleiner, je cranialer die Feder inseriert ist, bis zuletzt die „sekundäre Normalform“ entsteht, bei welcher stets alle Astspitzen abgebrochen erscheinen (XIII/3-XVII/3, Abb. 23).

Nun erscheint aber bei diesen Reihen nicht wie bei der Reihe 5 mit dem Horn der Medianfahne auch dasjenige der Lateralfahne, im Gegenteil: die dem lateralen Horn entsprechenden und weitere proximal davon inserierte Äste werden in craniocaudaler Richtung mehr und mehr verkürzt (Abb. 23-21, 35). Für diese Verkürzung der Lateralfahne machen wir eine **2. Faktorengruppe** verantwortlich, deren Wirkung diejenige der ersten überdeckt.

Wir können allgemein feststellen, dass die Wirkung der 2. Faktorengruppe in der caudolateralen Ecke des Bezirks am stärksten ist und von dort aus nach allen Richtungen abnimmt; eine Abgrenzung ihres Wirkungsbereiches gegenüber demjenigen der 1. Faktorengruppe auf der einzelnen Feder können wir aber nicht vornehmen, noch wissen wir, wie weit proximalwärts sie auf der einzelnen Feder greift. Es ist möglich, dass diejenigen Äste unter dem Einfluss der 2. Faktorengruppe stehen, die auch die Fransenrandstrahlen tragen (Fransenrand und laterale Verkürzung nehmen in denselben Richtungen zu, vgl. S. 65); dass den Ästen mit Fransenrandstruktur die Spitze fehlt, deutet jedenfalls auf Reduktion hin. Demnach würde die 2. Faktorengruppe bei den

¹ Die Jugendfedern sind bei diesem Typus nicht grösser als die Adultfedern, was noch nicht gegen die Reduktionsthese sprechen muss.

caudalen Federn auch auf die distalsten Äste der Medianfahne übergreifen (VII/3, V/3, Abb. 21), es würden also beide Gruppen auf diese Äste wirken. Längsreihe 5, bei welcher die distalen Äste vermutlich nur durch die 1. Faktorengruppe verkürzt werden, zeigt beim distalsten Astpaar von der cranialsten zur caudalsten Feder eine leichte Längenzunahme; sie ist bei der Längsreihe 3 bis zu IX/3 ebenfalls festzustellen, von IX/3 zu V/3 nimmt die Länge aber ab (Abb. 36). Diese Abnahme könnte auf das Hinzutreten der 2. Gruppe zurückgeführt werden.

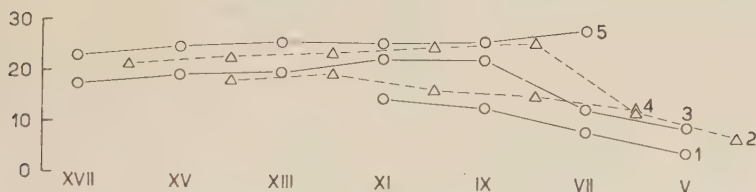


ABB. 36.

Länge des distalsten Astpaares der Lateralfedern von Männchen A (ad.), linke Körperseite.

Ordinate: Länge des apicalsten Astpaares in mm.

Abszisse: Position der Feder auf Querreihe (nur jede zweite Reihe angeschrieben).

Alle Federn einer Längsreihe wurden miteinander verbunden und die Nummer der Längsreihe auf der Seite angegeben. Damit die Reihen leicht auseinandergehalten werden können, wurden die Punkte der geraden und der ungeraden Reihen verschieden markiert.

Es ist aber auch denkbar, dass eine 3. Faktorengruppe, nämlich diejenige des Bezirks D, an der starken Verkürzung der distalen Äste mitwirkt¹, umso mehr als die Medianfahne der caudalen Federn dieses Bezirks verschiedene Anklänge an den Halbmondtypus zeigt (vgl. S. 55, Abb. 24).

Da der Wirkungsbereich der verschiedenen Faktorengruppen nur experimentell abgegrenzt werden könnte, müssen wir uns hier mit diesem Hinweis begnügen.

Allgemein lässt sich sagen, dass im Bezirk C offenbar verschiedene Faktorengruppen in komplizierter Weise zusammenwirken. Die verschiedenen Faktorengruppen zeigen deutlichen Feldcharakter, worauf wir im Kapitel VI eingehen werden. Dadurch dass die Wirkungsintensität der verschiedenen Systeme in verschiedenen Richtungen des Bezirks graduell abnimmt, entstehen

¹ Abb. 34 zeigt, dass beim Halbmondtypus die distalen Äste sehr kurz sind.

Übergangsformen, welche die unterschiedlichen Extremformen am cranialen und caudalen Ende des Bezirks verbinden.

Es sei hier noch bemerkt, dass vermutlich auch andere Vogelarten bei der Bildung von Schmuckfedern Reduktion von Ästen aufweisen. So kann z. B. bei den rostbraunen Halskragenfedern des Jagdfasans eine distale Kontureinbuchtung festgestellt werden; dadurch wirkt die Feder gleichsam doppelzüngig. Dieser Effekt wird noch verstärkt durch eine die Bucht umsäumende, dunkle, halbmondförmige Marke, die die Einbuchtung tiefer erscheinen lässt. Auch bei der zur Schmuckfeder umgewandelten Armschwinge der Mandarinente sind auf der breiten Fahne die proximalen Äste deutlich länger als Schaft und distalstes Astpaar, ragen also über die O'-Isochrone hinaus.

V. DER GRUNTYPUS UND SEINE MODIFIKATIONEN

Wir können auf Grund unserer Analyse und aufbauend auf der allgemeinen Darstellung des Federwachstums von FRAPS und JUHN 1936a einige generelle Feststellungen machen:

1. Alle aberranten Formen im Bezirk des Pfauenrades werden durch Reduktion von Ästen erzeugt.
2. Der Grundtypus besitzt nur einige schwach reduzierte Äste, alle Modifikationen zeigen stärkere Reduktion.
3. Die Verhältnisse im Bezirk C lassen vermuten, dass zwei Feldsysteme sich überlagern und relativ unabhängig voneinander wirken. Wir nannten sie Faktorengruppe 1 und 2.
4. Im Grundbezirk ist die Reduktion bei allen Federn gleich stark, in den Bezirken A und B nimmt sie vom Bezirk O aus zentrifugal zu. Im Bezirk C sind die Verhältnisse komplizierter: die Reduktion der Lateralfahne (2. Faktorengruppe) wird ebenfalls in zentrifugaler Richtung verstärkt, die distale Reduktion durch die 1. Faktorengruppe nimmt zentripetal zu.

Im Bezirk D, der nicht an den Bezirk O angrenzt, kann keine Zunahme der Reduktion festgestellt werden.

Wir haben im Kapitel III gesehen, dass in den Bezirken A und B in denselben Richtungen, in welchen sich die Reduktion

verstärkt, auch die Ausprägung der spezifischen Bezirkseigenschaft (Bruchstelle und Samtrand) deutlicher wird; dass im Bezirk C mit der lateralen Reduktion auch der Fransenrand zunimmt; dass das Farbmuster, das im Bezirk O überall voll ausgebildet ist, in diesen Richtungen jedoch verarmt. Dies lässt vermuten, es bestehe zwischen Reduktion, Ausbildung der bezirksspezifischen Eigenschaft und Verarmung des Farbmusters ein Zusammenhang derart, dass das Farbmuster durch Reduktion und bezirksspezifische Eigenschaft verdrängt wird. Vorausgesetzt ist die Annahme, dass primär alle Follikel dieser Bezirke die Potenz zur Bildung des optimalen Grundtypus besitzen.¹ Die Reduktion und die Ausbildung der bezirksspezifischen Merkmale führen wir demnach auf sekundäre Faktoren zurück, die den primären Typus modifizieren. Nach Ausschaltung der sekundären Faktoren müsste demnach der ganze untersuchte Bezirk Federn des Grundtypus aufweisen. Ein solcher einheitlicher Bezirk würde den Verhältnissen entsprechen, die wir in diesem Flurabschnitt im allgemeinen bei anderen Hühnerarten und in den anderen Fluren beim Pfau finden.

Es liesse sich diese Annahme nur durch das Experiment beweisen, als Indizien für ihre Richtigkeit können wir folgende 2 Beispiele aufführen:

1. In einem Rupfversuch, der in anderem Zusammenhang durchgeführt wurde, entstand bei einem 2½ jährigen Hahn die Feder VI/8 (rechte Körperseite) der Abbildung 61. Sie zeigt, dass auch die caudalen Follikel im Bezirk A die Potenz zur Ausbildung der vollständigen lockeren Randzone in der Adultform besitzen.

Da eine weitere Kontrolle des betreffenden Hahns nicht möglich war, konnte die Feder, welche auf das in Abb. 61 dargestellte Regenerat folgte, nicht beobachtet werden. Die beim gleichen Tier auf der linken Körperseite inserierte Feder Nr. VI/10 (Abb. 60) zeigt aber den Federtypus, der später aus dem Follikel VI/8 gebildet werden muss. Nr. VI/10 liegt allerdings näher bei der Medianlinie als VI/8, die Bruchstelle wird daher bei VI/8 nicht ganz so stark ausgeprägt sein wie bei VI/10. Auf Grund des Vergleichs entsprechender Federn von 4 adulten Individuen sowie der Resultate vieler Rupfversuche schliessen wir die Bewertung der Feder Nr. VI/8 als endgültige Form aus.

¹ Eine Einschränkung müssen wir für die Federn des Bezirks B machen; wir werden bei der Behandlung dieses Bezirks darauf eingehen.

2. Die auf Abbildung 37 und Abbildung 62 dargestellte Feder Nr. IX/7 (rechte Körperseite) von Männchen C (ad.) zeigt, dass das Farbmuster prinzipiell durch die Reduktion beeinflusst werden kann. Es wurden bei dieser Feder eine Anzahl distaler Äste aus unbekannten Gründen aussergewöhnlich stark reduziert. Die

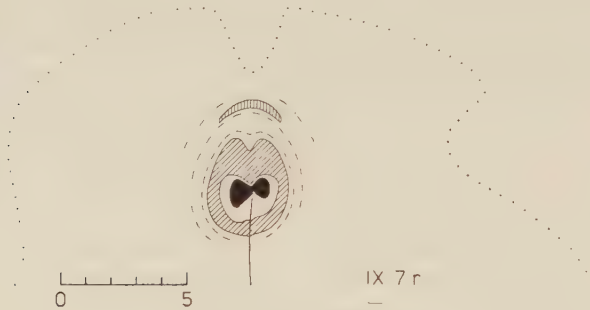


ABB. 37. — ♂ C (ad.).

Wirkung dieser Reduktion auf das Farbmuster ist deutlich festzustellen. Der Umschlag zur Bildung der 3 Augenfelder erfolgte auf den reduzierten Ästen mit Verspätung, sodass bei der fertigen Feder das ganze Muster auf diesen Ästen proximalwärts verschoben ist. Die Farbränder reagierten nicht so stark auf die Reduktion: Die äussersten zogen sich gar nicht, die inneren nur wenig zurück. So können wir uns vorstellen, dass die Farbränder gleichsam von aussen „wegreduziert“ werden, während sich die 3 Augenfelder proximalwärts zurückziehen, sodass sie bei starker Reduktion nach der Verarmungsregel von innen nach aussen ausfallen müssen.

Generell lässt sich sagen, dass das Grundmuster, das wir optimal nennen, die Systemeigenschaften einer in sich selbst symmetrischen Feder zeigt, also einen primären Mustertypus aufweist, und so ohne eine besondere Feldeinwirkung in beliebiger Wiederholung möglich ist. Dem entspricht auch bei vielen Vögeln das häufige Vorkommen gleichmässiger „Perlen“ oder „Augenmuster“, die ebenso wie Sperberung den Körper auf weite Strecken auszeichnen (Perlhühner, Satyrhuhn, Spiegelpfau usw.). Auch die auf Seite 96 betonte, von der Medianlinie aus nach beiden Seiten graduell zunehmende Asymmetrie des Augenmusters lässt dieses als primäre Musterform erscheinen.

Diese Tatsachen bestärken uns in der Auffassung, alle Follikel besäßen das optimale Muster als Grundpotenz.

Die folgende Darstellung der Musterveränderungen in den Radbezirken beruht auf der Annahme, das optimale Grundmuster sei bei allen Federn latent vorhanden.

Dabei müssen wir aber berücksichtigen, dass bereits auch zwischen den Federn des Grundbezirks primäre quantitative Unterschiede bestehen (Unterschiede der Federlänge, der Grösse, der Asymmetrie des Musters etc.).

In einer Reihe von Untersuchungen über das Hühnergefieder (hauptsächlich der Brown Leghorn-Rasse) wurden ähnliche quantitative Veränderungen festgestellt, und man fand, dass sie sich stets gesetzmässig verhalten und bestimmte Gradienten bilden, die die Federflur als Feld charakterisieren (JUNH und FRAPS 1934, FRAPS und JUNH 1936*b*, JUNH 1938 u.a.m.).

Beim Pfau können wir diese primären Gradienten nun aber nur in einem kleinen Bezirk des Feldes verfolgen (Bezirk O), nur wenn sich die Veränderungen gleichmässig in andere Bezirke fortsetzen, können wir schliessen, dass es sich um die primären Gradienten handelt.

Wir können generell sagen, dass die primären Gradienten wohl stets als harmonische Kurven darstellbar sind. Beträchtliche Störungen dieser Kurven lassen auf das Eingreifen sekundärer Faktoren schliessen.

So betrachten wir z. B. die gleichmässige, in craniocaudaler Richtung verlaufende Zunahme der Federlänge und der Grösse des Augenmusters, die wir am Rand des Bezirks B, in den Zwischenzonen, im Bezirk O und im Bezirk A verfolgen, als Eigenschaften des gesamten primären Feldes (Tab. V, Abb. 38, Längen bis zur O'-Isochrone vergleichen!). Ebenso werten wir die in lateraler Richtung graduell zunehmende Asymmetrie des Augenmusters als Eigenschaft des Primärfeldes, umso mehr als derartige Symmetrierverschiebungen bei allen daraufhin untersuchten Mustern beobachtet wurden (HOLMES 1935, JUNH und FRAPS 1934, JUNH 1938 u.a.m.).

Andererseits können wir annehmen, dass z. B. die starke Längenabnahme von der Position 7 zu 1 bzw. 6 zu 2 (Knick der Kurven auf Abb. 38) durch sekundäre Faktoren (sekundäre Wachstumsänderungen, die die Feder verkürzen) verursacht sein

TABELLE V.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
II						***		1481 1538 50		1439 1497 45		1401 1458 45		1402 1556 45	
III			1028 1078 40		1434 1478 55		1514 1566 52		1498 1556 50		1432 1488 45		1406 1460 44		1400 1452 42
IV		670 718 30		1219 1280 45		1491 1546 56		1461 1518 51		1443 1498 45		1385 * 40		1363 1416 39,5	
V	286 298 17		848 908 34		1304 1363 49		1317 1365 52		1286 1338 46		1303 1362 39		1295 1353 37		1282 1340 37
VI		578 622 27		959 1018 38		1243 1290 50		1244 1291 48		1177 1233 41		1135 1191 37		1140 1196 37	
VII	377 405 19		669 716 31		1023 1065 42		1179 1226 44		1143 1192 40		1073 1127 37		1058 1112 36		1060 1113 34
VIII		474 508 24		744 781 32		1085 1126 42		1096 1146 41		1026 1080 37		977 1030 34		990 1043 33	
IX	338 357 19		527 555 27		818 854 34		1022 1064 41		989 1035 38		922 971 34		900 953 33		902 951 31
X		383 402 22		574 603 28		898 933 36		916 955 36		883 931 32		827 876 30		825 876 30	
XI	278 287 16		421 436 23		660 690 29		840 877 32		814 852 32		762 810 30		748 795 29		730 776 28
XII		320 327 19		465 468 24		731 764 30		746 785 30		696 738 28		654 699 27		650 696 26	
XIII			349 349		528 544		669 702		636 673		575 618		552 598		554 597

XV	273 17	391 22	434 23	611 26	515 24	621 27	471 505	572 24	441 450	519 24	376 417	512 23
XVI		289 18	436 23	456 23	546 24	418 448	23	346 376	22	276 314	21	259 291
XVII		310 19		480 23		23	257 284	21	194 219	19	155 180	177 195
XVIII		246 13	339 19	245 264	339 365	171 192	18	143	16	112 128	13	18
XIX		247 16	166 12	17	109 120	15	86 92	12	85 85	11 11	96 96	111 111
XX		89** 89**		85 86	9		7	78 78	7	86 86	8	8,5
XXI		5	79,5 79,5 5	7	75 75 5	6	76 76 5	6	81 81 5	6	92 92 7	101 101 7,5

Länge der Federn von Männchen A (ad), linke Radhälfte (alle Längen inkl. Spule).

II—XXI:

1—15:

Erste (oberste) Zahl:

Querreihen.
Längsreihen.
Länge bis zum distalen Rand des 3. Randstreifens beim Grundtypus,
bis zum proximalen Rand der Bruchstelle bei Modifikation A,
bis zum distalen Rand des Samtrandes bei Modifikation B,
bis zum Apex der distalen Äste bei Modifikation C und D.
Länge bis zur Spitze der längsten Äste (bis O'-Isochrone).

Zweite Zahl:

Dritte Zahl:

*
**

Messung nicht möglich wegen Beschädigung.
Masse der Feder der rechten Körperseite, da Feder der linken Seite stark beschädigt.
Feder im Blutkeil auf beiden Körperseiten.

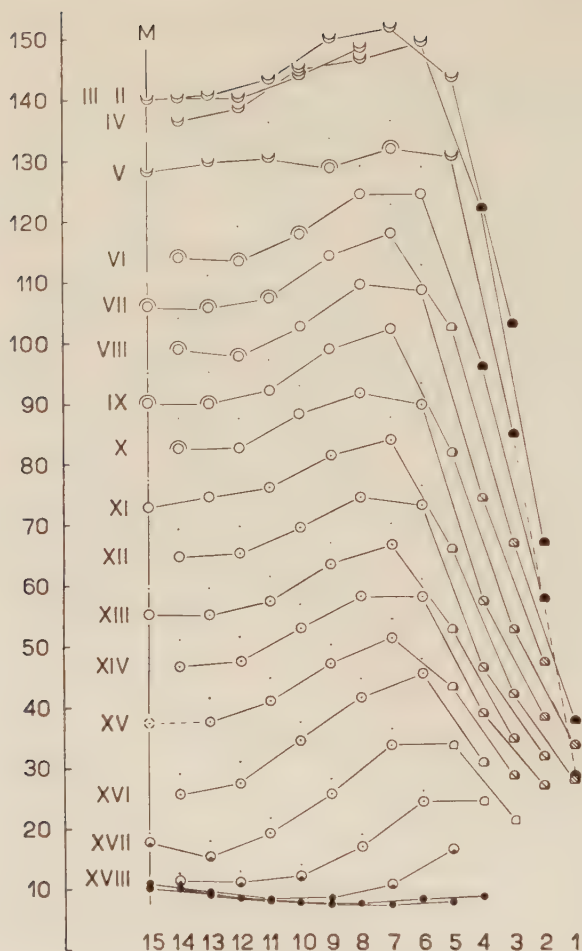


ABB. 38.

(Vgl. Tab. V.)

Männchen A (ad.) Länge der Federn, linke Radhälfte.
Erklärung der Signaturen auf S. 58.

Ordinate: Länge der Federn in cm.

Abszisse: Position der Follikel auf den Längsreihen (M: Medianlinie).

Alle Federn einer Querreihe wurden miteinander verbunden und die Nummer der Querreihe neben der Medianlinie angegeben. Die cranialsten Reihen XIX—XXI wurden nicht mehr bezeichnet, die Länge ihrer Federn ist in Tabelle V angegeben.

Die Verbindungslinie von Nr. V/3 zu V/1 wurde durchbrochen gezeichnet, da Nr. V/1 deutlich auf einem Zwischenstadium zwischen Juvenil- und Adultausprägung stehengeblieben ist und nicht die volle Adultlänge erreicht hat. Solche Zwischenfedern finden sich bei allen Individuen am Rand des Bezirks.

Damit die Länge aller Federtypen verglichen werden kann, wurde bei der Hauptmessung bei allen Federn die lockere Randzone nicht mitgemessen, da die Strecke, um welche die Äste reduziert wurden, in vielen Fällen (Bezirk B und C) unbekannt ist. Bei den Federn der Bezirke B, O und A, bei welchen eine Anzahl der Äste des 1. Schubes unreduziert blieben, wurde die Länge der lockeren Randzone bis zur O'-Isochrone gemessen und als Punkt über die 1. Längenangabe gesetzt.

Federn des Grundtypus wurden bis zum distalen Rand des 3. Randstreifens,

Federn der Mod. A bis zum proximalen Rand der Bruchstelle,

Federn der Mod. B bis zum distalen Rand des Samtrandes,

Federn der Mod. C und D bis zum Apex der distalsten Äste gemessen.

dürfte. Da sich aber an keiner Stelle des Feldes ein primärer Gradient bis an den lateralen Rand verfolgen lässt, ist eine sichere Angabe nicht möglich; auch über das Ausmass der vermutlich sekundären Änderung wissen wir nichts. Ebensowenig geben uns die Verhältnisse im mittleren Teil des Feldes z. B. Aufschluss über die primäre Grösse des Musters im Lateralbezirk oder im Bezirk D.

Es ist also unmöglich, die für den exakten Vergleich notwendige Rekonstruktion der Grundform vorzunehmen, die aus jedem gegebenen Follikel nach Ausschaltung der sekundären Faktoren ausgewachsen müsste. Doch auch der grobe Vergleich der Modifikationsformen mit dem Grundtypus zeigt uns gewisse neue Möglichkeiten.

1. BEZIRK A.

Neben Reduktion und Ausbildung der Bruchstelle zeigen sich in diesem Bezirk keine sekundären Änderungen. Möglicherweise ist die Formveränderung des 3. Augenfeldes (distale Abflachung) eine Folge der Reduktion (Rückzug auf den reduzierten Ästen, ähnlich wie bei Männchen C IX/7, rechte Körperseite, Abb. 37); deutlich werden im distalen Teil des Musters die Farbränder mehr und mehr „wegreduziert“.

2. BEZIRK B.

Wir kennen bei den eigentlichen Goldschuppenfedern — bei welchen der Samtrand den äusseren Abschluss bildet — die Strecke nicht, um welche die Äste verkürzt wurden (vgl. S. 77 f.). Wir müssen aber damit rechnen, dass mit der primären Längenabnahme der Federn in diesem Bezirk auch eine primäre Verarmung des Musters verbunden ist. Es ist kaum denkbar, dass auf allen Rückenfedern, die — auch wenn nicht reduziert — nicht sehr viel länger als die Goldschuppenfedern sein dürften, noch das vollständige Muster mit 3 Augenfeldern und 4 Randstreifen ausgebildet würde.

Bei der distalen Abflachung des braunen Augenfeldes und beim Ausfall der Farbränder, die bei den Federn der Querreihen XVII und XVIII zu beobachten sind, kann die Reduktion beteiligt sein.

Vermutlich ist die Stauchung (Verminderung der Aстанzahl, Verkleinerung der Abstände zwischen den Ästen), welche die adulten Goldschuppenfedern gegenüber den Jugendfedern zeigen

(vgl. S. 78), eine bezirksspezifische sekundäre Erscheinung. Sie müsste die primäre Form des Musters natürlich auch verändern.

Mit der Stauchung könnte auch die merkwürdige Tatsache zusammenhängen, dass bei den Goldschuppenfedern einzelne Äste desselben Federindividuums einander überdecken, und zwar bilden stets eine Anzahl distaler Äste eine kompakte „Zunge“, deren proximaler Rand einige der proximal anschliessenden Rami überdeckt. (Auf den Photographien nicht sichtbar, da die Feder mit einer Glasplatte bedeckt werden musste.)

Wir können allgemein die Vermutung aussprechen, dass durch das Eingreifen der sekundären Faktoren des Bezirkes B die primäre Musterverarmung beschleunigt wird; weitere Aussagen sind, da wir über die primäre Verarmung im Einzelnen nicht genug wissen, nicht möglich.

3. BEZIRK C.

Auch im Bezirk C fassen wir die distale Abflachung des braunen Augenfeldes und den Ausfall der Farbränder als Folge der Reduktion auf.

Das Verschwinden des Musters von der *Lateral-fahne* (das wir z. B. entlang der Längsreihe 3 beobachten (Abb. 21—23), lässt sich als Rückzug von den immer stärker reduzierten Ästen interpretieren. Zugleich scheint das braune Feld durch den Fransenrand mehr und mehr überlagert zu werden. Deutlicher als bei der normalen Anordnung der Äste wird diese Annahme bestärkt durch die Anordnung auf Abb. 35.

Auch die Tatsache, dass im Fransenrand proximal vom Augmuster noch Spuren des braunen Feldes auftreten (S. 59), spricht für eine solche Überlagerung.

Es ist möglich, dass die Verlängerung der kompakten Fahne durch sekundäre Teilung von Astanlagen zustandekommt. Dass Astanlagen prinzipiell die Potenz zur Teilung und Verschmelzung besitzen, zeigten die Untersuchungen von LILLIE und WANG 1941. Die Autoren wiesen nach, dass bei geeignetem experimentellen Eingriff sich die noch undifferenzierten Anlagen teilen, resp. verschmelzen, und dass so aus einer Anlage mehrere Äste oder aus 2 Anlagen ein vollständiger Ast entstehen kann. Die besondere Ausbildung der Astspitzen (S. 56) im Gebiet des Fransenrandes könnte mit dieser Teilung in Zusammenhang stehen. Wir fanden

z. B. Spaltung der Äste an der Spitze, was in den anderen Bezirken, wo Reduktion vorkommt, nie feststellbar war.

Diese Annahme einer sekundären Teilung von Astanlagen erklärt die proximale Verlängerung des Augenmusters, die wir auf der Lateralfahne im Bezirk C feststellen können (Abb. 21—23): Durch die sekundäre Teilung wird das Muster, das bei der Grundform auf einem Ast erscheinen würde, auf 2 oder mehr Äste in der Anlage verteilt, wodurch natürlich im fertigen Zustand eine Verlängerung bewirkt wird.

Die im Fransenrand proximal vom Augenmuster festgestellten Spuren des braunen Feldes, die proximalwärts über eine längere Strecke verfolgt werden können, deuten darauf hin, dass unter dem Fransenrand ein noch stärker verlängertes braunes Augenfeld latent vorhanden ist.

Von der Medianfahne verschwindet das Muster umso mehr, je deutlicher die Halbmondeigenschaften hervortreten (besondere Ausbildung der Bogenradien, vgl. Seite 55, grosse Abstände zwischen den proximalen Ästen des 1. Schubes, usw.). Wenn wir annehmen, das Muster werde auf der Lateralfahne durch sekundäre Einflüsse modifiziert, müssen wir dasselbe natürlich auch für die Medianfahne postulieren. Demnach müssen wir auch die typischen Halbmondeigenschaften sekundären Faktoren zuschreiben, deren Wirkung das latent vorhandene Grundmuster am Erscheinen verhindert.

Dasselbe gilt für den Bezirk D.

4. BEZIRK D.

Die auf den Abbildungen 40, 42, 63 und 64 dargestellten Federn Nr. V/13 (rechte und linke Körperseite) von Männchen C (ad.)¹ zeigen, dass in diesen Follikeln offenbar 2 antagonistische Tendenzen vorhanden sind: 1. die Tendenz zur Bildung des Typus A mit Farbmuster und Bruchstelle, und 2. die Tendenz zur Bildung des Halbmondes. Beim Follikel V/13r. überwiegt die erste bei V/13l. die zweite Tendenz. Diese Follikel liegen an der Grenze zwischen Bezirk A und D (vgl. Abb. 44). Wir können ihre Federn

¹ Dies Beispiel belegt gleichzeitig, dass die einander entsprechenden Federn auf den beiden Körperseiten nicht immer genau spiegelbildlich sind. So grosse Unterschiede finden sich aber höchst selten.

wohl nicht als Beweise, doch immerhin als Indizien gelten lassen zu Gunsten unserer Annahme, dass das Grundmuster auch in allen anderen Follikeln des Bezirks D latent enthalten sei und dass die Halbmond Tendenz die andere Tendenz überwiege.

Wir möchten hier noch darauf hinweisen, dass die sprunghafte Längenzunahme der Federn, die vom Bezirk A zum Bezirk D stets auftritt (Abb. 38), möglicherweise in Zusammenhang steht mit dem stärkeren Längenwachstum der proximalen Äste des 1. Schubes und des entsprechenden Schaftabschnittes, das wir beim Halbmondtypus festgestellt haben (S. 79), und das wir auch als sekundäre Modifikationserscheinung betrachten.

Ebenso nehmen wir an, dass der Ausfall der Bogenradien beim Halbmondtypus, der zur Bildung der „Lichtung“ führt (S. 51), die Verkleinerung der Haken- und der Ausfall der Bogenradien bei der Modifikation C, die die Äste des lockeren Fahnenteils verdünnen (S. 55), sowie die Bildung der Reduktionsstruktur bei derselben Modifikation (S. 54, 80), kurz alle stark vom Grundtypus abweichenden Merkmale sekundäre Modifikationserscheinungen sind.

Um alle diese Beobachtungen und Interpretationen zu einer Einheit zusammenzufassen, folgern wir: der ganze Radbezirk ist primär ein Feld mit einheitlichem Muster, das durch sekundäre Faktoren in den Bezirken A—D in verschiedener Weise modifiziert wird. Die Modifikationsprozesse schaffen die grosse Mannigfaltigkeit der Federformen, auf deren optische Wirkung wir in Kapitel VII näher eingehen wollen. Der anschliessende Abschnitt gilt diesen Feldcharakteren.

VI. DIE FEDERFLUR ALS FELDBILDUNG; VERGLEICH VERSCHIEDENER INDIVIDUEN

HOLMES 1935 und GERBER 1939 zeigten, dass beim Huhn die Ausbreitung der embryonalen Anlagen in den verschiedenen Fluren im allgemeinen von bestimmten Zentren ausgeht. Wir haben auf Seite 38 erwähnt, dass in der unteren Rückenflur zuerst eine auf der dorsalen Medianlinie liegende Anlagenreihe auftritt, in der Brustflur entsteht innerhalb jedes der beiden späteren Brustflurschenkel zuerst eine exzentrische, ebenfalls craniocaudal verlaufende Anlagenreihe usw. Von diesen Zentren breiten sich die

Anlagen nach allen Richtungen aus. Die Ausbreitung in caudaler und cranialer Richtung erfolgt stets so, dass zuerst die Fortsetzungen der ersten Federreihe gebildet werden und dann erst die Ausbreitung auf beide Seiten erfolgt, sodass die zuerst entstandenen Anlagen aller Querreihen der späteren Flur (im Falle der Brustflur des späteren Flurschenkels) auf derselben Linie liegen. Nach JUHN und FRAPS 1934, HOLMES 1935, FRAPS und JUHN 1936b bildet diese Linie der ersten Anlagen für das Muster und verschiedene Struktureigenschaften der späteren Adultfeder die Symmetrieachse, auch wenn sie, wie z. B. bei der Brustflur, nicht auf der Medianlinie des Körpers liegt. Die beidseits dieser Symmetrieachse liegenden Adultfedern verhalten sich spiegelbildlich zueinander, ferner nimmt ihr Asymmetriegrad von der Symmetrieachse nach beiden Seiten hin graduell zu.

Aus diesen Verhältnissen wurde geschlossen, dass bei der Determination der Federentwicklung embryonale Feldkräfte wirksam sind, die vom Ort der ersten Anlagenreihe ausgehen.

Die sorgfältige von FRAPS und JUHN 1936b durchgeführte Analyse verschiedener Feldeigenschaften bei Federn einzelner Querreihen der Brustflur von Brown Leghorn zeigte, dass die Längenzunahme der Federn einer Querreihe einen Gradienten bildet, der sich nicht auf dieselbe Symmetrieachse (1. Anlagenreihe) beziehen lässt, sondern für welchen die Medianlinie des Körpers die Symmetrielinie bildet (in der unteren Rückenflur würden allerdings beide Symmetrieachsen zusammenfallen). Aus dieser Tatsache zogen die Autoren verschiedene Schlüsse über die mögliche Wirkungsweise der Feldkräfte, auf die wir hier aber nicht näher eintreten können. Es sei nur festgehalten, dass die Wirkung verschiedener Feldkräfte festgestellt wurde, die aber verschiedene Eigenschaften (Muster, allgemeine Symmetrie der Feder einerseits und gesamte Länge andererseits) beeinflussen, sodass nicht von einem direkten Zusammenspiel der verschiedenen Kräfte gesprochen werden kann, wie wir dies beim Pfau vermuten müssen (S. 96).

Wir haben in Kapitel III gesehen, dass das Federmuster beim adulten Pfauenhahn im Radbezirk auf beiden Seiten der zuerst entstandenen Anlagenreihe, die wie beim Huhn auf der Medianlinie des Körpers liegt (S. 38), spiegelbildlich gleich ist. Im Bezirk O und im Bezirk A, in welchen relativ wenige sekundäre Veränderun-

gen stattgefunden haben, sodass das Augenmuster der einzelnen Federn noch verglichen werden kann, konnten wir auch feststellen, dass der Asymmetriegrad des Augenmusters von der Medianlinie in lateraler Richtung, in welcher auch die weitere Ausbreitung der embryonalen Anlagen stattfindet, graduell zunimmt.

Für das Augenmuster, das wir als das primäre Muster betrachten, treffen also die beim Huhn gefundenen Gesetzmässigkeiten zu.

Von dieser Verteilung und Symmetrie weichen andere Eigenschaften auffällig ab. Bei deren Determination spielen offenbar andere, nennen wir sie entsprechend *sekundäre Feldkräfte* eine Rolle, die mit der Anlagenausbreitung nichts zu tun haben.

Wie wir in Kapitel III gesehen haben, nimmt im Bezirk A die Ausprägung der sekundären Eigenschaften von einem Maximalpunkt auf der Medianlinie an der Grenze zum Bezirk D nach allen Seiten ab. Aus der Ausbildung der Federn am Rand des Bezirks B kann vermutet werden, dass auch in diesem Bezirk ein auf der Medianlinie gelegener Maximalpunkt vorhanden ist, doch da wir von diesem Bezirk nur einen kleinen Teil untersucht haben, ferner, wie schon mehrfach betont wurde, das Ausmass der sekundären Veränderungen bei den eigentlichen Goldschuppenfedern nicht bekannt ist, können wir nicht mehr als diese Vermutung aussprechen. Im Bezirk C scheinen sich verschiedene sekundäre Felder zu überlagern, für einen Teil der sekundären Eigenschaften (laterale Reduktion, Fransenrand) liegt der Maximalpunkt in der caudo-lateralen Ecke des Bezirks, für die distale Reduktion am cranialen Ende. Eine genauere Analyse der Eigenschaften der Halbmondfedern könnte eventuell auch im Bezirk D sekundäre Gradienten erkennen lassen.

Es scheint also beim Pfau ein kompliziertes System von Feldern zu bestehen, indem ein primäres Grundfeld von sekundären Feldern lokal überlagert wird.

Im Gegensatz zu den beim Huhn vorgefundenen verschiedenen Feldkräften (S. 95) wirken hier primäre und sekundäre Feldkräfte direkt zusammen, sodass die einzelnen Federn Eigenschaften zeigen, die als Resultanten der beiden Wirkungen aufgefasst werden müssen.

Es ist anzunehmen — da wir es mit lebenden Organismen zu tun haben —, dass die Anlagenanordnung und auch die Ausbreitung der Feldkräfte in dem lebenden Substrat individuelle

Unterschiede aufweisen. Da wir nichts über die Beziehung zwischen Feldkräften und Anlagenanordnung wissen, können wir aus dem folgenden Vergleich verschiedener Individuen, der allgemein die Wirkung von Feldkräften sehr schön erkennen lässt, zwar entnehmen, dass die Felder keine starren Gebilde sind; weitere Schlüsse lassen sich aber daraus nicht ziehen.

Da hauptsächlich in den Bezirken A, B und C in der Ausprägung der sekundären Eigenschaften und somit auch in der Form des Farbmusters zwischen benachbarten Federn relativ grosse Unterschiede bestehen, zeigt schon ein grober Vergleich, dass bei den verschiedenen Individuen die Federn gewissermassen an verschiedenen Punkten des Feldes liegen. Es sind kaum 2 entsprechende Federn (dieselbe Nummer) bei 2 Individuen genau gleich ausgebildet, sondern es lassen sich, wenn wir z. B. Männchen A als Ausgangsform wählen, durch die Federn von Männchen B und Männchen C gleichsam die Zwischenräume zwischen den Federn der Ausgangsform ausfüllen. Als Beispiel mag Abbildung 39 dienen, auf welcher Federn der Querreihen V—VII von Männchen B und C nach der Ausbildung der sekundären Eigenschaften zwischen die Federn von Männchen A eingeordnet wurden. Unterschiede der Federn, welche durch seitliche Verschiebungen ausgedrückt werden müssten, wurden bei der Darstellung nicht berücksichtigt. Abbildung 39 zeigt, dass die relative Lagebeziehung zwischen den Federn der verschiedenen Individuen nicht gleich bleibt, sondern dass bei den Längsreihen 6—10 die Feder von Männchen C die caudalste Stelle einnimmt, dann folgt die von A, dann die von B; bei den Federn der Längsreihen 11—15 finden wir die Feder von A an caudalster Stelle, darauf folgt die von C, dann die von B (vgl. Abb. 41 und 42; das Fehlen der Bruchstelle bei den distalen Ästen von V/9, Männchen C, ist auf die Wirkung des Halbmondfaktors zurückzuführen; vgl. V/13 rechte Seite, Abb. 64).

Bei der Querreihe XVIII z. B. finden wir wieder eine andere Beziehung, nämlich an caudalster Stelle die Feder von Männchen A, dann die von B und am cranialsten die von C (Abb. 43).

Auch bei demselben Individuum können sich ähnliche Verschiebungen zwischen entsprechenden Federn der beiden Körperseiten zeigen (vgl. Männchen C V/13 links, Abb. 42, 63 mit Männchen C V/13 rechts, Abb. 40, 64).

Um einen groben Überblick über die Verhältnisse im ganzen



ABB. 39.

Federn verschiedener Individuen, linke Körperseite.

- Männchen A, ○ Männchen B, ◐ Männchen C.

Nr. VI/12 von Männchen C fehlte, als das Tier in unseren Besitz gelangte.

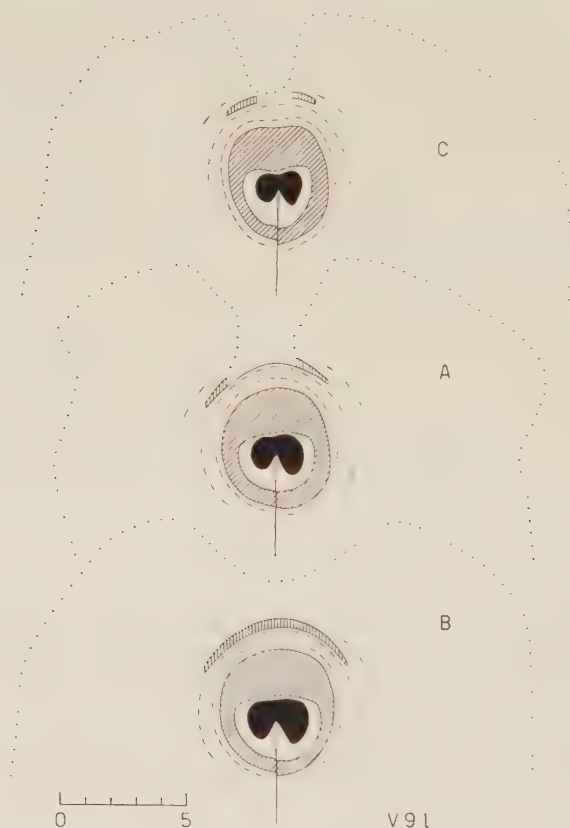


ABB. 41. — ♂ A, ♂ B, ♂ C.

Bei Abb. 41—43:

- A Männchen A (ad.).
- B Männchen B (ad.).
- C Männchen C (ad.).

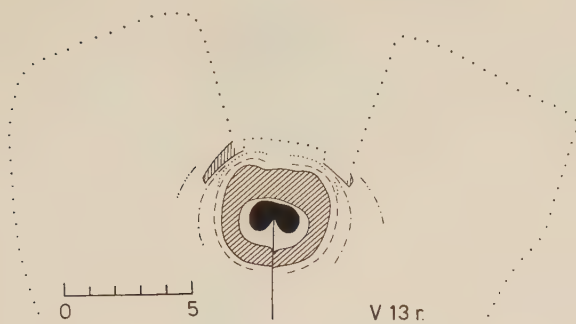


ABB. 40. — ♂ C (ad.).

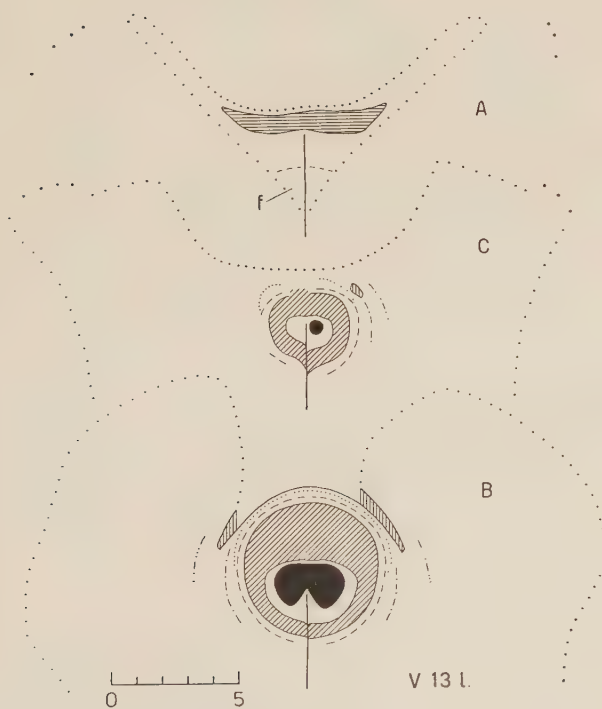


ABB. 42. — ♂ A, ♂ B, ♂ C.

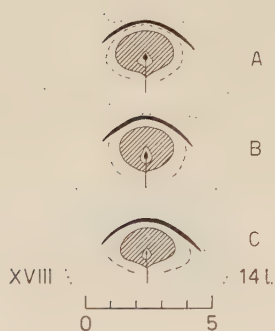


Abb. 43. — ♂ A, ♂ B, ♂ C.



Abb. 44.

Bezirksgrenzen bei Männchen A, B und C, linke Körperseite.

- Männchen A, --- Männchen B, Männchen C.
 o bei allen Individuen vorhanden,
 • nur bei Männchen B vorhanden,
 ⊙ bei Männchen B und C vorhanden.

Radbezirk zu vermitteln, wurden auf Abbildung 44 nicht die Federn verschiedener Individuen nach ihrem Muster in ein Einheitsfeld eingetragen, da diese Darstellung zu unklar würde, sondern es wurde eine einheitliche Anlagenanordnung angenommen und die Bezirksgrenzen der verschiedenen Individuen eingetragen. Die Zwischenzonen wurden hier nicht angegeben, sondern ihre Federn zu demjenigen Bezirk gerechnet, dem sie näherstehen (vgl. mit Abb. 24).

Diese Darstellung ist überhaupt nur möglich, weil die Zahl der Radfedern bei den verschiedenen Individuen auffällig geringe Schwankungen aufweist. Abbildung 44 gibt also zugleich einen Beweis dieser relativen Konstanz der Federzahl.

Männchen B zeigt caudal die Querreihe Nr. I, die beidseits aber nur je 3 Federn enthält; sie fehlt bei den andern Individuen; diese Reihe (auch nur mit 6 Federn) konnte auch bei Männchen D (aufgespanntes Rad, Abb. 65) festgestellt werden. Ferner zeigen die Männchen B, C und D als neue Feder Nr. II/4, Männchen B zu dem Feder Nr. XIX/3, die aber nur auf der linken Körperseite vorhanden ist. Die übrigen Anlagen sind gleich wie bei Männchen A.

Es konnte gezeigt werden, dass im untersuchten Flurabschnitt eine Reihe verschiedener Felder bestehen. Nach unserer Auffassung wird ein primäres Grundfeld lokal von kleineren, sekundären Feldern überlagert. Nur der Bezirk O ist frei von sekundären Feldeinflüssen. Hier finden wir den Grundtypus, den wir bisher, vom morphologischen Standpunkt aus, als optimale Federform bezeichnet und damit von den verarmten Modifikationen unterschieden haben. Betrachten wir aber die Auswirkung der Feldfaktoren auf das Muster, so ist von diesem Standpunkt aus der Grundtypus als neutral zu bezeichnen, die Modifikationen dagegen als subordiniert.

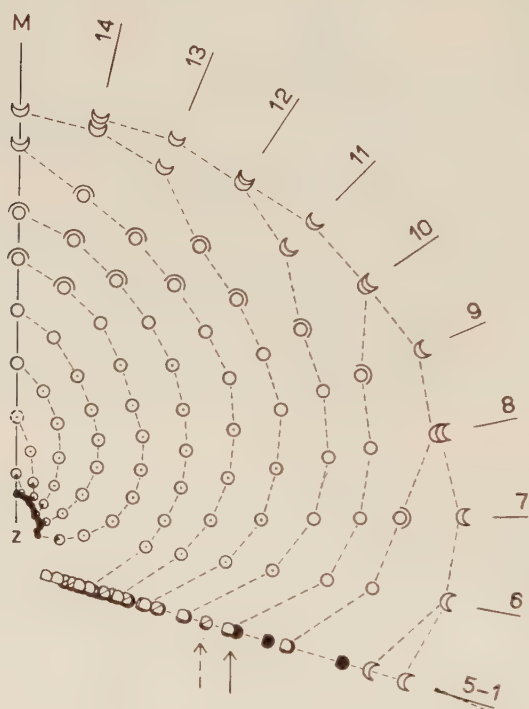
VII. DAS RAD

1. DIE ANORDNUNG DER FEDERN IM RAD.

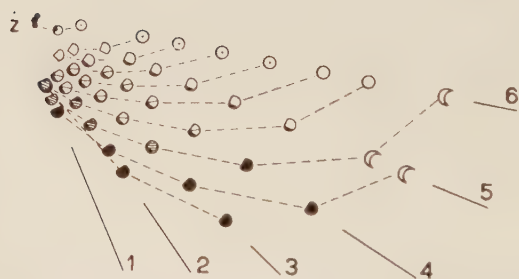
Die grundsätzliche Anordnung der Federn im Rad kann durch die schematische Abbildung 45 deutlich gemacht werden. Die

Abbildungen 65 und 66 geben die natürlichen Verhältnisse wieder.

Abbildung 65 zeigt das rekonstruierte Rad, da es nicht möglich ist, von lebenden radschlagenden Pfauen Photographien zu erhalten, auf welchen alle Federn scharf gezeichnet sind; denn unter



a.



b.

ABB. 45.
Rad von Männchen A.
Erklärung in Text.

natürlichen Verhältnissen liegt das Rad nicht in einer Ebene, sondern seine Randpartie fällt vornüber.

Bei der schematischen Darstellung wurden folgende Vereinfachungen durchgeführt:

1. Der ganze Bezirk der unteren Rückenflur, an welchem die Federn inseriert sind, wurde auf einen Punkt (Z) konzentriert.

2. Die Federn der Längsreihen 15—1 (15 als Medianlinie bezeichnet) wurden auf gerade Radien aufgetragen, während sie in der natürlichen Anordnung auf komplizierteren Kurven liegen.

Diese Vereinfachungen beeinträchtigen in keiner Weise die wesentlichen Eigenschaften des Rades, mit welchen wir uns im folgenden beschäftigen wollen.

Die verschiedenen Federtypen werden durch die gleichen Signaturen wie auf Abbildung 24 repräsentiert (vgl. Tab. III).

Vom Mittelpunkt (Z), bis zu welchem auf Abbildung 45a die Symmetrielinie (M) des Rades ausgezogen ist, wurde die Länge aller Federn abgetragen und um den Endpunkt der Strecke die Signatur für den betreffenden Federtyp gezeichnet. Auf den Radien M und 14—6, die alle denselben Winkel einschliessen, sind jeweils die Federn der entsprechenden Längsreihe (15—6) aufgetragen. Die längste Feder jedes Radius ist die am caudalsten inserierte Feder der betreffenden Längsreihe (Querreihe II oder III), die zweitlängste die Feder der nächstfolgenden Querreihe usw. (vgl. mit Abb. 38). Auf dem Radius 5 (durchbrochener, die Linie 5—1 kreuzender Strich) liegen nur die Federn XIX/5 und XXI/5, auf dem Radius 4 liegt nur XX/4 (Radius 4 auf Abb. 45a nicht angegeben, vgl. mit Abb. 45b). Alle übrigen Federn der Längsreihen 5—1 liegen auf der Linie 5—1 (ausgezogene Linie). Damit die Anordnung den natürlichen Verhältnissen möglichst genau entspricht, wurde die Linie 5—1 etwas flacher gelegt als der Radius 5.

Da viele der auf Linie 5—1 liegenden Federn teilweise oder ganz verdeckt sind, soll ihre Anordnung durch Abbildung 45b veranschaulicht werden. Diese Anordnung ist nie verwirklicht, auch nicht während der Ausbreitung oder beim Zusammenfallen des Rades. Bei dieser Darstellung wurden die Federn der Längsreihen 5—1 auf Radien aufgetragen, welche denselben Winkel wie die Radien 15—6 einschliessen. Denkt man sich die Radien 5—1 fächerartig zusammengeschoben und zwar so, dass die Federn des

Radius 1 unter diejenigen des Radius 2 zu liegen kommen, diejenigen von 2 unter 3 usw., so entsteht praktisch die Anordnung, die sich auf der Linie 5—1 von Abbildung 45a zeigt. Eine ganz leichte, hier unwesentliche Verschiebung der Federn gegeneinander von der zusammengeschobenen Anordnung auf Radius 5 zur Anordnung auf der Linie 5—1 ergibt sich natürlich dadurch, dass die Linie 5—1 etwas flacher verläuft als der Radius 5, wir aber in beiden Fällen die Länge der Feder von Punkt Z aus abtragen.

Es wurden auf Abbildung 45 nur die Federn bis und mit Querreihe XXI eingezeichnet. Daher ist vom „Goldschuppenfeld“ im Zentrum des Rades nur der distale Rand vorhanden. Der Vergleich mit den Abbildungen 65 und 66 zeigt, dass sich dieses Goldschuppenfeld fast bis zur innersten Feder der Linie 5—1 nach unten fortsetzt.

Im natürlichen Rad ordnen sich die Federn nicht in unsere Radien, die, wie wir schon erwähnt haben, in Wirklichkeit geschweift und recht schwer zu verfolgen sind, sondern es fügen sich die einzelnen Augenpunkte und Halbmonde in ein System von spiraligen Linien ein, die auf Abbildung 45a und b als durchbrochene Linien angedeutet wurden (vgl. Abb. 65 und 66). Abbildung 65 zeigt klar, dass die Linien über die Symmetrieachse hinaus auf der anderen Seite des Rades fortgesetzt werden können. Anhand dieser Linien kann die Identität jeder Radfeder leichter festgestellt werden als durch Verfolgen der Radien. Die Bestimmung der Insertionsorte aller Federn, die z. B. auf der obersten, die Symmetrieachse (M) erreichenden Spirallinie liegen, zeigt, dass diese Spirallinie der Diagonalreihe III/15 -XV/3 entspricht (vgl. Abb. 24). Auf der nächstinneren Spirallinie liegen die Federn der Diagonalreihe V/15 -XVII/3 usw. Die Fortsetzung der Diagonalreihe auf der andern Körperseite entspricht der Fortsetzung der Spirallinie, die wir auf Abbildung 65 feststellen können.

Auf Abb 45a wurde die Spirallinie vom äussersten Halbmond der Linie 5-1 bis zu demjenigen des Radius 6 angegeben, auf Abb. 45b wurde sie weggelassen. Diese Linie muss nach der Ordnung des Systems zur halbjugendlichen Feder Nr. II/6 führen, deren Länge wir aber nicht kennen, da sie noch nicht ausgewachsen war, als wir den Pfau erhielten. Es ist aber anzunehmen, dass diese Feder wie Nr. V/1 nicht die volle Adulltlänge erreichen dürfte. Die Linie auf Abb. 45a ist also, wenigstens für dieses Individuum, eine theoretische. Bei andern Individuen dagegen steht Nr. II/6 tatsächlich am Endpunkt der Linie, oder an vorletzter

Stelle, wenn noch Nr. I/7 vorhanden ist wie z. B. bei Männchen D und Männchen B (vgl. Abb. 44).

2. DAS RAD ALS ORNAMENTALE FIGUR.

Das Pfauenrad ist von der naiven Anschauung immer als eine Art „Kunstgebilde der Natur“, als eine in sich geschlossene Bildung aufgefasst worden. In der Tat fügen sich die einzelnen Federn im Rad zu einer erstaunlich abgeschlossenen, ornamentalen Figur zusammen. Die Einzelfedern treten darin als Komponenten eines übergeordneten Musters auf, ihre Gestalt und Musterung erfährt Modifikationen, die nur im Hinblick auf ihre Mitwirkung am Gesamtmuster verständlich sind. Diese Eigenart mancher Federn ist bisher in den Untersuchungen über Federmuster wenig beachtet worden; im Vordergrund standen immer Federeigenschaften, die der Einzelfeder als Eigensystem zukommen. Nur in geringem Mass sind Feldcharaktere dieser Einzelfeder untersucht worden. Aber auch diese Untersuchung beachtete vor allem primär feldartige Merkmale (Asymmetrie usw.), die infolge eines allgemeinen Entwicklungsprinzips den meisten, wenn nicht allen, Federn zukommen, wie überhaupt das Finden allgemeiner Entwicklungsfaktoren bei der Analyse der Federbildung im Vordergrund stand.

SUEFFERT (1929) hat bei Insekten auf „bildhafte Muster“ hingewiesen, die aus relativ unabhängig entstehenden Elementen komponiert sind. PORTMANN (1948a) hat bei einer grossen Zahl von Tierformen auf die Besonderheit solcher „bildhafter“ Erscheinungen aufmerksam gemacht. Das Pfauenrad als eines der seltensten und reichsten „bildhaften“ Muster, verdient eine besonders eingehende Prüfung von diesem Gesichtspunkt aus.

Das Rad besteht aus Elementen (Einzelfedern), von denen je des in einem grossen Bezirk je ein abgeschlossenes Muster aufweist, das ihm einen hohen Eigenwert (PORTMANN 1948a) verleiht. Aber diese elementare Struktur erfährt vielerlei „funktionelle“ Abwandlungen im Dienste des visuellen Musters.

Vielleicht ist ein Wort zum Begriffe der „Funktion des visuellen Musters“ hier am Platz.

Die Tatsache, dass den Zeichnungsmustern eine visuelle Funktion zukommen kann, ist heute allgemein anerkannt. Die Verhal-

tensforschung hat an einer Anzahl von Beispielen gezeigt, dass optische Organe im Sozialleben einer Art eine bedeutende Rolle spielen können. Bei diesen Sozialfunktionen sind aber stets nur wenige ausgewählte Merkmale wesentlich. Auch können Muster als Schutz-, Warn- oder Täuschungsmittel dienen. Nun vermag der Nachweis dieser Funktionen der Muster wohl allgemein deren visuellen Charakter zu erklären, die besonderen Einzelheiten ihrer Gestaltung aber gehen stets über ihren physiologischen Wert hinaus. „Jede vertiefte Untersuchung von Merkmalen der Erscheinung . . . führt dazu, neben den Rollen der elementaren Erhaltung oder der Stiftung von sozialen Beziehungen in der Ausgestaltung der erscheinenden Glieder auch einen besonderen Formwert zu erkennen“ (PORTMANN 1953). Dieser Formwert der äusseren Erscheinung steht in Beziehung zur allgemeinen Organisationshöhe des Organismus, für welche die vergleichende Morphologie objektive Masstäbe zu finden sucht. Der Vergleich der Indices der Hirnteile ermöglicht eine Annäherung an ein solches Mass (PORTMANN 1947, 1948a, b, WIRZ 1950).

Die besonderen Eigenschaften der äusseren Gestalt, die das funktionell Notwendige überschreiten, erfahren von den niederen zu den höheren Formen charakteristische Wandlungen. Als Beispiel sei hier die Lage des Musters bei den Wirbeltieren erwähnt, die sich bei den höheren Formen mehr gegen Kopf- und Schwanzpol verschiebt (PORTMANN 1948a, b). Diese Eigenschaften verleihen der Erscheinung des Organismus einen besonderen Sinn, der von PORTMANN (1948a) als „Darstellungswert“ bezeichnet wurde. Der Darstellungswert ist eine Eigenschaft der „Erscheinung“, der Formwert ist eine Eigenschaft jedes Organs, sowohl der äusseren als auch der inneren Organisation; d. h. nur der Formwert von Organen, die an der äusseren Gestalt teilnehmen, hat Anteil am Darstellungswert.

Wenn wir im folgenden von „Funktion“ der verschiedenen Elemente des Musters reden, so meinen wir nicht die elementare physiologische Funktion von Federn, sondern deren rein formalen Wert, der erst nach der Einordnung in das Gesamtbild verstanden werden kann und der die ornamentale Wirkung des Gesamtmusters steigert und seinen Darstellungswert erhöht.

Bevor wir den Versuch unternehmen, diese Funktion der

verschiedenen Federtypen aufzuzeigen, sei eine nomenclatorische Einteilung der einzelnen Bildelemente des Rades gegeben:

In der Mitte liegt das kompakte Radzentrum oder Goldschuppenfeld, darum herum sind im Radmittelfeld die Augen gleichmässig verteilt, gegen oben und auf beiden Seiten bilden die Halbmondfedern den oberen Abschlussrand, unten findet sich der aus Lateralfedern bestehende untere Abschlussrand.

Es decken sich die Grenzen dieser Bezirke nicht überall mit den auf Abbildung 24 angegebenen Grenzen, welche die verschiedenen Federtypen voneinander sondern. Wir wollen deshalb auf Abbildung 24 den Verlauf der neuen Grenzen kurz verfolgen, auf deren Einzeichnung um der Klarheit der Darstellung willen verzichtet wurde.

Die Grenze zwischen Goldschuppenfeld und Radmittelfeld verläuft cranial von den mit einem schwarzen Kreissektor versehenen Federn des Bezirks B. Die einzige Ausnahme bildet Nr. XVIII/14, die schon in das Goldschuppenfeld einbezogen wird. Die Grenze zwischen unterem Abschlussrand und Radmittelfeld folgt im cranialen und mittleren Teil der Flur der Grenze, die den Bezirk C von den Zwischenzonen trennt, caudal weicht sie etwas ab, indem Nr. IV/4 und III/3 noch zum unteren Abschlussrand zu rechnen sind. Den oberen Abschlussrand liefern die Halbmondfedern (inkl. V/5).

a) *Radmittelfeld.*

Das Mittelfeld enthält vor allem Federn des Grundtypus und der Modifikation A (Abb. 45a). Die Federn des Grundtypus liegen im inneren Teil des Feldes, der äussere ist von der Modifikation A besetzt. Gegen den oberen Abschlussrand hin prägt sich bei der Modifikation A die Bruchstelle und damit die Verkürzung und Verdünnung der distalen Äste der lockeren Randzone immer deutlicher aus bis zur äussersten Partie des Mittelfeldes, die vorwiegend aus „Augenbrauenfedern“ besteht, der Maximalform der Modifikation A, welcher oberhalb des kompakten Auges die lockere Randzone fehlt (vgl. Abb. 6, 7, 49).

Abbildung 66 zeigt, wie die Wirkung der einzelnen Augen durch die Farbränder beträchtlich erhöht wird. Der 1. hellgrün-goldene Randstreifen, der intensiv schillert, bildet gewissermassen die Fassung des Auges, der weniger intensiv schillernde dunkel-

grüne Randstreifen 3, der wesentlich dunkler ist als die Grundfarbe der Feder, erhöht den Kontrast zwischen dem hellen Randstreifen und dem Untergrund.

Sehr schön tritt auf Abbildung 66 auch zutage, wie im inneren Teil des Mittelfeldes die einzelnen Augen vor einem Netzwerk von Ästen stehen, das durch die vielfach übereinandergelegten Federn gebildet wird. Diese Äste schillern alle in der grüngoldenen Grundfarbe der Feder, welche sich auch in der lockeren Randzone findet. Im Gegensatz dazu ist im äusseren Teil des Mittelbezirks das Netzwerk stark aufgelockert, sodass viele Federspitzen über die relativ kompakte Struktur des Rades herausragen¹.

Im inneren Teil des Mittelfeldes stehen die Augen vor einem Netzwerk, das einen gleichförmigen Hintergrund bildet. Im äusseren Teil des Mittelfeldes ist der distale Rand des Auges durch die Modifizierung deutlicher gemacht, indem es nicht nur durch die Farbe, sondern auch durch die Form abgegrenzt wird. Nur dadurch, dass das Netzwerk hier fehlt oder stark reduziert ist, kann dieser Effekt entstehen.

Die Ausbildung einer Bruchstelle und die Reduktion der lockeren Randzone im inneren Teil des Mittelbezirks hätten keinen visuellen Effekt, da der gleichfarbene netzförmige Hintergrund die Lücken ausfüllen und jede Wirkung aufschlucken würde.

Wir haben begründet (S. 73), dass der Abbau der lockeren Randzone bei der Modifikation A entwicklungsphysiologisch als eine sekundäre Erscheinung aufgefasst werden muss und sehen nun, dass diese sekundären Prozesse erst im Hinblick auf die Stellung der Federn im Rad sinnvoll werden.

b) Radzentrum (*Goldschuppenfeld*).

Die innersten Federn des Radmittelfeldes leiten über zum Radzentrum, das als ein kompakter „Kern“ von schuppenartiger Struktur in der Mitte des Rades liegt (Abb. 66).

Wir haben auf Seite 75 ff. und Seite 91 dargelegt, dass nach unserer Auffassung bei den Goldschuppen ähnlich wie bei der

¹ Das Rad auf Abb. 65 ist nicht von derselben Wirkung wie ein freistehendes, da sich von der weissen Wand die Aeste der äussersten Federn viel stärker abheben, als dies im Freien der Fall ist, sodass dadurch die Wirkung der Augen zurücktritt.

Modifikation A die lockere Randzone sekundär abgebaut wird und dass ferner die Feder eine sekundäre Stauchung erfährt (Verringerung sowohl der Astanzahl als auch der Abstände zwischen den Ästen), sodass neben der durch beide Prozesse bewirkten Verkürzung der Feder (vgl. Tab. IV und IVa) auch noch eine Steigerung ihrer Kompaktheit erfolgt. Eine weitere sekundäre Erscheinung ist der schwarze Samtrand, der die intensiv golden schimmernden Federn umsäumt.

Im Hinblick auf die optische Wirkung ist die Feder durch zwei der sekundären Prozesse (Abbau der Randzone und Stauchung) gleichsam zu einer „Schuppe“, zu einem kompakten Bestandteil des Zentrums „konzentriert“ und „zurechtgestutzt“. Durch den Samtrand werden die Federn einzeln hervorgehoben und ihr schuppenartiger Effekt erhöht.

Wir haben auf Seite 92 die Vermutung ausgesprochen, dass die Verarmung des Auges im Goldschuppenbezirk durch sekundäre Prozesse beschleunigt sein könnte. Bei der Anordnung im Rad zeigt sich, dass die noch relativ gut ausgebildeten Augen am Rand des Bezirks (vgl. Abb. 16) teilweise durch Nachbarfedern überdeckt sind. Das Auge verliert also seine optische Funktion, und in diesem Zusammenhang gesehen, erscheint die Beschleunigung der Verarmung sinnvoll.

c) Oberer Abschlussrand.

Im oberen Abschlussrand wird durch die Reduktion der distalen Äste und das verstärkte Längenwachstum von Schaft und proximalen Ästen des 1. Schubes (Abb. 34, vgl. S. 79, 94) der kompakte Federteil zu einem schmalen Halbmond umgebildet (Abb. 42, 59). Die „Lichtung“ an der Basis des Halbmondes, die durch Ausfall der Bogenradien entsteht (Abb. 34, 42), trägt dazu bei, den kompakten Federteil möglichst auf einen Querstreifen zu beschränken. Das runde Auge, mit der neuen Form unvereinbar, verschwindet, ein neues Farbmuster (quergestellter schwarzer Fleck) tritt auf, das ebenfalls dazu beiträgt, die hervorgehobene Streifenwirkung zu verstärken.

Betrachtet man den oberen Abschlussrand im Gesamten, so fällt auf, in welcher vollkommener Weise auch die Längen der Halbmondfedern darauf abgestimmt sind, dem Rad gegen aussen

eine möglichst abgeschlossene runde Form zu geben. Es zeigt sich, dass die geringe Zunahme der Federlänge von Querreihe IV zu III und die Abnahme von III zu II (vgl. Abb. 38 mit Abb. 45a und Abb. 65) keine zufälligen Erscheinungen sind.

Eine weitere Besonderheit ist der Sprung der Federlänge vom Bezirk A zum Bezirk D (Abb. 38). Wir haben auf Seite 94 die Vermutung ausgesprochen, dass dieser Sprung mit dem stärkeren Längenwachstum des Schaftes und der entsprechenden proximalen Äste es 1. Schubes zusammenhängen könnte. Die Querstreifen im Rad werden dadurch von der nächsten Reihe der Augen weiter entfernt.

Die Halbmondfedern bilden einen (unvollständigen) Rahmen um das Rad, der etwas von der Gesamtheit der Bildpunkte (Augen) abgerückt ist. Einige der besonderen Eigenschaften der Halbmondfedern konnten wir auf sekundäre Modifikationsprozesse zurückführen (cf. S. 93), während wir bei anderen nicht wissen, ob sie sekundäre Modifikationserscheinungen sind.

d) *Unterer Abschlussrand.*

Bevor wir die ornamentale Wirkung der Federn des unteren Abschlussrandes näher betrachten, müssen wir die Darstellung auf Abbildung 45a mit derjenigen auf Abbildung 65 vergleichen, da Abbildung 45 infolge der Schematisierung nur einen unvollständigen Eindruck der Verhältnisse vermittelt, und da ferner auch die Verfälschung im vereinfachten Schema (S. 103) hier am deutlichsten zutage tritt. Zunächst zeigt der Vergleich, dass die Lücken, welche auf Abbildung 45a zwischen den einzelnen Federn auftreten, in Wirklichkeit überbrückt sind durch den langen Fransrand der auf der Aussenseite der Lücken endenden Federn.

In der Zusammenstellung auf Tabelle VI sind in der 1. Kolonne die auf Abbildung 45a (Männchen A) sichtbaren Federn aufgeführt, wie sie von innen (Radzentrum) nach aussen auf der Linie 5—1 aufgereiht sind. Um die Orientierung zu erleichtern, wurden die teilweise von Nachbarn überdeckten Federn nicht unterstrichen, die nicht überdeckten durch Unterstreichen gekennzeichnet. In der 2. Kolonne wurden diejenigen Federn von Männchen D (Abb. 65) zusammengestellt, welche im Abschlussrand noch als Individuen (meist als einzelne Augen) hervortreten; auch hier

TABELLE VI UND VI A.

Im unteren Abschlussrand sichtbare bzw. als Individuen hervortretende Federn auf Abb. 45a (Männchen A) und Abb. 65 (Männchen D).

VI

VI A

Männchen A	Männchen D	Männchen D		
		5	4	3
<u>XVII/3</u>	XVII/3			
<u>XVIII/4</u>	XVIII/4	XVII	XVIII	XVII
<u>XIV/2</u>		XV	XVI	(XV)**
<u>XV/3</u>	(XV/3)**	XIII	XIV	
<u>XVI/4</u>	XVI/4	XI	XII	
<u>XVII/5</u>	XVII/5	IX	X	
<u>XIII/3</u>		VII	VIII	
<u>XIV/4</u>	XIV/4	V	VI**	
<u>XI/3</u>				
<u>XV/5</u>	XV/5			
<u>XII/4*</u>	XII/4			
<u>VIII/2</u>				
<u>IX/3</u>				
<u>XIII/5</u>	XIII/5			
<u>X/4</u>	X/4			
<u>VI/2</u>				
<u>XI/5</u>	XI/5			
<u>IV/2</u>				
<u>VIII/4</u>	VIII/4			
<u>IX/5</u>	IX/5			
<u>V/3</u>				
<u>VI/4***</u>	VI/4***			
<u>VII/5</u>	VII/5			
<u>III/3</u>				
<u>IV/4</u>				
	V/5			

* Nur wenig verdeckt, ** Auge nur halb sichtbar, *** kein Auge.

gehen wir von innen nach aussen. Es zeigt diese Liste, dass alle auf Abbildung 45a als stark verdeckt erscheinenden Federn bei der natürlichen Anordnung von Männchen D gar nicht zutagetreten, dass die Reihenfolge der sichtbaren Federn aber gleich ist.

Der Unterschied zwischen den beiden Individuen wird natürlich dadurch bewirkt, dass auf Abb. 45a nur die Spitzen der Federn gezeichnet wurden. Ferner sind die von den zuäusserst auf der Linie liegenden Augen mehr oder weniger verdeckten Fransenrandfedern von Männchen A noch auf der Liste aufgeführt, während die entsprechenden Federn von Männchen D als nicht hervortretend zu beurteilen sind, wenn ihre Spitzen auch über die darüberliegenden Augen hinausragen. Natürlich müssen wir auch damit rechnen, dass bei einem Individuum eine Feder sich noch zeigt, während sie beim anderen verdeckt ist usw. Da es uns hier darum geht, das allgemeine Prinzip der Anordnung zu zeigen, können wir uns auf die Verhältnisse bei Männchen D stützen.

Es sei noch erwähnt, dass die Feder Nr. V/5 bei Männchen D noch zum unteren Abschlussrand zu rechnen ist, sie trägt ein Auge und einen kleinen lockeren Fransenrand (äusserstes Auge des Randes), während sie bei Männchen A als Halbmond ausgebildet ist (vgl. Abb. 24 mit Abb. 44).

Stellt man die als Individuen hervortretenden Federn von Männchen D nach Längsreihen zusammen, so ergibt sich die Liste auf Tabelle VIa. Alle auf dieser Liste aufgeführten Federn zeigen ein wohlausgebildetes Auge, die einzige Ausnahme bildet Nr. VI/4. Es ist dies diejenige Feder, welche auf Abbildung 65 zwischen dem 2. und 3. Auge steht (von aussen nach innen gezählt). Sie hat offenbar die Funktion, den Fransenrandstreifen fortzusetzen, der von der unter dem 2. Auge liegenden Feder (III/3) nur bis ungefähr zur Mitte der Lücke zwischen den beiden Augen geliefert wird.

Denken wir uns nun alle augentragenden Federn der obersten Schicht des Abschlussrandes entfernt, dann finden wir eine durch die übrigbleibenden Federn der Längsreihe 1—3 gebildete Unterlage, einen kompakten Streifen aus Fransenrandstruktur, der nur gegen den äusseren Teil des Rades etwas lockerer wird und etwa eine Lücke aufweist, die dann aber durch die Federn der Oberschicht geschlossen wird. Auf der oberen, gegen das Rad gerichteten Seite dieses Fransenrandstückes sitzen einige Augen von recht hässlicher Form; es sind dies die mehr oder weniger „zusammengedrückten“ und verarmten Augen der Längsreihen 3 und 2 (vgl. Abb. 21—23), die sich trotz des Fransenrandes und der anderen sekundären Veränderungen gleichsam noch auf der Feder zu halten vermochten. Diese Augen sind nicht „zum Anschauen“ geschaffen; die Funktion der Federn der Längsreihen 3—1 ist zweifellos die Bildung der kompakten Fransenrandunterlage, auf

welcher die Federn der Längsreihe 4 und 5 mit ihren besser geformten Augen aufsitzen. Auch diese zeigen einen gewissen Fransenrandanteil, bei der Reihe 5 ist er allerdings klein und von sehr lockerer Struktur (vgl. S. 65, Abb. 19, 20, 55), die caudalen Federn der Reihe 4 zeigen aber ein recht beträchtliches und kompaktes Stück (Abb. 18), das zum Teil die oben erwähnten Lücken in der Unterlage auszufüllen bestimmt ist. Auch die Federn der Oberschicht können also dazu beitragen, die Unterlage zu verstärken, entfernt man aber die Unterlage, so vermögen die Oberschichtfedern nur einen sehr lockeren lückenhaften Rand zu bilden.

Folgendes Beispiel zeigt deutlich, dass beide Funktionen, nämlich Bildung der Unterlage und Bildung der Oberschicht, sowohl von zwei verschiedenen als auch von einer Feder übernommen werden können. Die beiden Federn Nr. V/3 und IX/5, auf welche auf Abb. 45a ein Pfeil gerichtet ist (Pfeil ausgezogen), bilden, im Rad miteinander kombiniert, einen Fransenrandstreifen, der mit einem Auge endet (vgl. Nr. V/3 und IX/5 auf Abb. 19 und 21). Feder IX/5 trägt nur das Auge, ihr Fransenrand ist klein, ganz locker und erzielt nur eine geringe Wirkung (vergleichbar mit XIII/5, Abb. 55). Der Fransenrandanteil wird von V/3 geliefert. Die nächstinnere Feder des unteren Randes Nr. VIII/4, Abb. 18, auf welche auf Abb. 45a ein durchbrochener Pfeil gerichtet ist, bildet auch einen Fransenrandstreifen, der mit einem Auge endet: sie stellt also selbst beide Elemente des Musters.

Dieselben Verhältnisse zeigt auch Männchen D (Abb. 65): der Fransenrand, der sich vom dritten Auge (von aussen gezählt) gegen das Radzentrum hinzieht, stammt von V/3, deren Spitze unter dem Auge (IX/5) verborgen ist. Das vierte Auge VIII/4 zeigt ebenfalls Auge und Fransenrand, letzterer ist allerdings nur über eine kurze Strecke sichtbar.

Die sekundäre Umgestaltung der Lateralfedern zu den verschiedenen Endformen entspricht den verschiedenen Funktionen, die diesen Federn im Rad zukommen.

1. Die Modifikationsprozesse an den Federn, welche sich zur Fransenrandunterlage zusammenfügen, scheinen darauf gerichtet zu sein, möglichst kompakte, möglichst lange Längsbänder hervorzubringen (Abb. 58): Auf der Lateralfahne wird der kompakte Teil stark verlängert und die Äste auf einen schmalen Streifen verkürzt, die lockere Randzone fällt weg, nur auf der Medianfahne bleibt ein Horn erhalten, das die Fortsetzung des Längsstreifens bildet. Die proximal vom Horn inserierten Äste der Medianfahne werden zu dünnen, kaum sichtbaren Fäden. Das runde Auge, wie

beim Halbmond mit der neuen Form nicht mehr vereinbar, verschwindet. Wie beim Halbmondtypus findet sich auch hier eine „Lichtung“ in der kompakten Lateralfahne, die durch Ausfall der Bogenradien an der Basis der proximalen Fransenrandäste gebildet wird (Abb. 35, 58) und dazu beiträgt, die Bandwirkung des Fransenrandes zu erhöhen. Auch Verkleinerung und Ausfall der Strahlen bei den proximal vom Fransenrand inserierten Ästen lassen den Fransenrand stärker hervortreten.

2. In der Oberschicht sind eine Anzahl Augen dicht aufgereiht zu einer Kette. Bei den Federn, die diese Augen tragen, fehlt ein grösserer oder kleinerer Teil der lockeren Randzone auf der Distal-seite; bei der Extremform fehlt soviel, dass das Auge am Rand der Feder steht (vgl. XVII/5, XVII/3, Abb. 20, 23). Diese Reduktion der lockeren Randzone wird durch die erste Faktorengruppe hervorgebracht (S. 82). Die sekundären Modifikationsprozesse sind darauf gerichtet zu bewirken, dass der lockere Fransenrand einer Feder das Auge seiner nahen Nachbarin nicht überdeckt.

Diese Ausführungen zeigen, dass sich die beiden Endformen (Fransenrand ohne Auge und Auge ohne lockere Randzone) des Bezirks C sowie die zahlreichen Zwischenformen, die nach unserer Auffassung durch das Zusammenwirken verschiedener sekundärer Modifikationssysteme entstanden sein müssen (S. 80 ff.), sich zusammenfügen zu einem mit einer Reihe von Augen besetzten Band. Eingeordnet in das Rad bildet es den unteren Abschlussrahmen. Dieses untere Abschlussband kann wohl als die „raffinier-teste Konstruktion“ des Rades bezeichnet werden.

Wir haben bisher nicht nach einer visuellen Funktion der Frassspuren gefragt, obwohl sie bei den verschiedenen Federtypen (Grundtypus, Lateralfedern) in grosser Zahl zu finden sind. Aus der Tatsache dass bei Halbmondtypus Modifikation A und B weniger Frassspuren vorkommen, bei den Typen also, bei welchen eine beträchtlich stärkere Reduktion von Federelementen einsetzt als beim Grundtypus, könnte vermutet werden, dass die Frassspuren auf den Ästen des Grundtypus gewissermassen Nebenerscheinungen sind, denen keine besondere Funktion zukommt. Spuren einer schwachen, nicht mehr lokalisierten Wirkung der Reduktionsfaktoren, die in den Bezirken A und B stärker und lokalisiert wirken. (Wir haben ja z. B. S. 48 gesehen, dass sich an den Bruchstellen dieselbe rudimentäre Ausbildung der Radien zeigt wie bei den Frassspuren; nicht sehr deutlich ausgeprägte Bruchstellen könnten als eine Ansammlung von Frassspuren aufgefasst werden. Ferner könnten sich auch im Bezirk der steilgestellten Strahlen, den wir auf den distal

vom schwarzen Samtrand liegenden Astfortsetzungen feststellen — cf. S. 50 — nur leicht ausgeprägte Frasspuren angesammelt haben.) Gegen einen solchen Zusammenhang spricht die Tatsache, dass bei den Lateral-federn trotz ihrer starken, lokalisierten Reduktion sehr viele Frasspuren auftreten. Immerhin wissen wir nichts über mögliche Unterschiede der Reduktionsfaktoren in den verschiedenen Bezirken. Wir vermuten aber, dass auf dem Fransenrand die Frasspuren keine zufälligen Nebenerscheinungen sind; allerdings scheinen sie zunächst der Bandbildung entgegenzuwirken, indem sie die kompakte Fläche auflockern. Sie schaffen aber dadurch, dass sie die Gesamtfläche in viele winzige Einzelflächen auflösen, ein reizvolles Spiel von Reflexen, von dem Abbildung 58 einen Eindruck vermitteln dürfte.

Wir kamen in den vorangegangenen Kapiteln zur Auffassung, der Grundtypus sei die primäre, in allen Follikeln latent enthaltene Federform des Rades, die Modifikationen seien sekundäre Abwandlungen dieser Grundform. So haben wir als sekundär erkannt: Reduktion von Ästen, Ausfall und Vermehrung von Ästen, Stauchung und Verlängerung der gesamten Feder, Umformung und Reduktion des Musters.

Wir haben in diesem Abschnitt gezeigt, wie diese Modifikationen im Rad angeordnet sind und ferner haben wir darauf hingewiesen, wie die auf diese Weise angeordneten modifizierten Federn den visuellen Effekt des Rades erhöhen.

Wie wir im Kapitel VI ausgeführt haben, mussten wir aus den Verhältnissen beim Pfau auf das Vorhandensein verschiedener Felder schliessen, die zu den beim Huhn vorgefundenen Feldern hinzukommen und auch von diesen verschieden sind. Die für die Modifikationen verantwortlichen Felder erscheinen ebenso wie die Modifikationen erst sinnvoll, wenn man ihre Wirkung im Rad betrachtet.

Wir sind der Auffassung, dass diese Durchstrukturierung des ganzen Radmusters und daher auch die komplizierte Verteilung der Modifikationen in der Rückenflur ein Ausdruck der Ranghöhe, und hoher morphologischer Wertigkeit dieses Organs sei.

Bei den höheren Formen der Wirbeltiere ist stets der *K o p f p o l* und in geringerem Masse auch der *S c h w a n z p o l* durch besondere Merkmale ausgezeichnet (PORTMANN 1948b). Es mag auf den ersten Blick wohl scheinen, dass der Pfau, der unter die höheren Formen der Wirbeltiere einzuordnen ist, eine Ausnahme von dieser Regel bilde, indem die besondere formale Ausgestaltung

beim Schwanz beträchtlich weiter getrieben ist als beim Kopf. Doch ist der Pfau zu denjenigen Formen zu zählen, bei welchen die besonderen Bildungen des Schwanzes „in voller Entfaltung bei den Schauaktionen ganz neue überraschende Figuren zu gestalten haben, die dem ganzen Vogel eine völlig neue Gestalt verleihen, und bei denen gerade in solchen Momenten eine Beziehung zum Kopfpol auftritt“ (PORTMANN 1948b). Der strahlend blaue Hals wird dreieckförmig und hebt sich mit Kopf und Krönchen kontrastreich ab von der ovalen goldenen Schuppenplatte in der Radmitte. Durch die Farbgebung wird auch die Plastik des Körpers herabgesetzt: das Schuppenfeld tritt infolge seiner warmen Goldfärbung optisch hervor, der blaue Hals dagegen tritt optisch zurück, wodurch Kopf, Hals und Rad in eine Ebene gedrängt werden. Die Gesamtwirkung ist so, dass die Aufmerksamkeit des Beobachters auf den Kopfpol geführt wird.

Die Männchen vieler anderer Arten ändern ihre Gestalt in ähnlich bemerkenswerter Weise, wenn sie in Balz- oder Drohstimmung kommen (z. B. Paradiesvögel, Leierschwanz, *Centrocercus*). So entstehen neue Formen, die von den in anderen Stimmungen angenommenen Gestalten völlig abweichen.

Im Sinne von Portmann haben die Gestalten solcher Arten einen höheren Darstellungswert als diejenigen von Arten, welche ihre wechselnde Stimmung nicht durch solche Gestaltänderungen ausdrücken.

ZUSAMMENFASSUNG

1. In der vorliegenden Arbeit wird zunächst die Anordnung der Federanlagen in der untern Rückenflur von *Pavo cristatus* L. untersucht. Sie weicht von derjenigen der Hühner ab. Es wird angenommen, diese Abweichung stehe mit dem Rad in Zusammenhang. Eine weitere Besonderheit des Radbezirks stellen die Pelzdunen dar, die in dieser Flur bei anderen Hühnervögeln fehlen. Ihr Auftreten steht in Zusammenhang mit der besonderen Ausbildung der Konturfeder beim adulten Hahn, welche zweifellos mit dem Rad zusammenhängt: die zusätzlichen Dunenfedern übernehmen die Funktion, die sonst dem Dunenteil der Konturfeder und ihrem Afterschaft zukommt, die aber von den

langen Radfedern nicht mehr geleistet werden kann: sie dienen dem Wärmeschutz.

2. Es werden die verschiedenen Federformen des Pfauenrades beschrieben, und es wird gezeigt, dass sich alle auf einen Grundtypus, die Augenfeder, zurückführen lassen. Die Abwandlungen, die der Grundtypus erfährt, geschehen alle im Dienste des visuellen Musters.

3. Der Grundtypus weist das reichste Muster auf, wir haben ihn deshalb optimal genannt. Bei den abgewandelten Formen, den Modifikationen, kommen verschiedene Umformungen und Reduktionen von Muster und Strukturelementen vor.

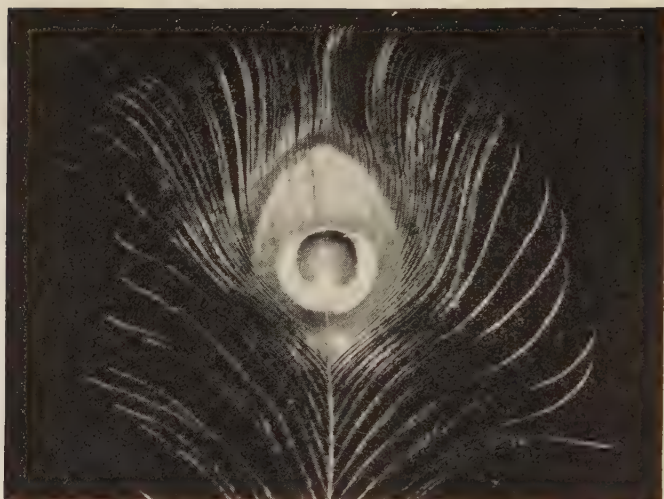
4. Auf Grund der Konstruktion von C-Isochronen (im Sinne von JUHN und FRAPS 1936) wird die Bildung des Apex einzelner Vertreter der verschiedenen Federtypen analysiert. Wir stellen beim Grundtypus eine geringe Reduktion distaler Äste fest, während bei allen vom Grundtypus abweichenden Formen beträchtlich stärkere Astreduktion auftritt.

5. Die verschiedenen Umformungen und die Verarmung des Farbmusters bei den Modifikationen wird mit der Reduktion von Ästen in Zusammenhang gebracht. Aus dieser Beziehung wird geschlossen, dass das optimale Grundmuster in allen Federanlagen latent vorhanden ist und dass alle Abweichungen vom Grundtypus sekundäre Erscheinungen sind.

6. Die Federn des Grundtypus kommen in der Mitte des Radbezirks (Bezirk O) in relativ gleichartiger Wiederholung vor, die Modifikationsformen gruppieren sich in begrenzten Bezirken um die Region des Grundtypus. Ihre besonderen Merkmale verstärken sich im allgemeinen vom Bezirk O in zentrifugaler Richtung.

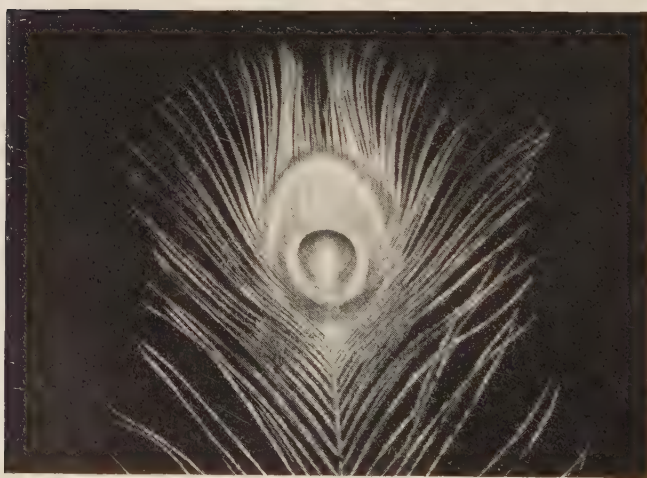
7. Die graduellen Symmetrieveränderungen der Federn im Bezirk O entsprechen den bei Hühnern vorgefundenen Verhältnissen. Sie zeigen, dass auch beim Pfau bei der Determination der Federentwicklung Feldkräfte eine Rolle spielen.

8. Aufbauend auf unserer Auffassung, alle Follikel besäßen das optimale Muster als Grundpotenz, nehmen wir ein Grundfeld an, über welches lokal sekundäre Felder gelagert sind. Durch ein kompliziertes Zusammenspiel der feldartig wirkenden sekundären Faktorengruppen wird der Grundtypus abgewandelt.



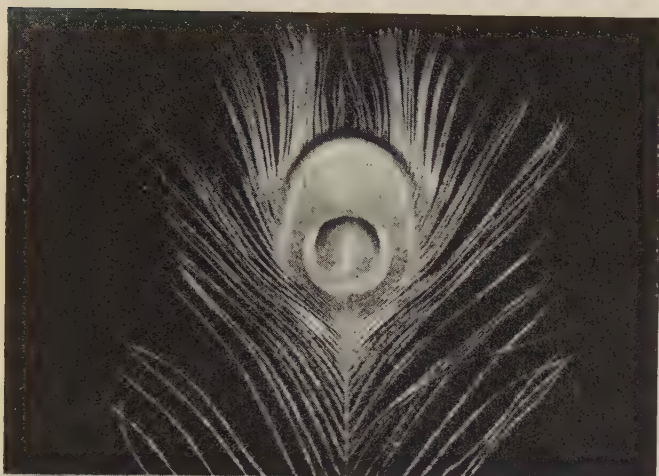
46

Abb. 46. — ♂ A (ad.) Grundtypus, Nr. XVI, 12 l.



47

Abb. 47. — ♂ A (ad.) Modifikation A, Nr. XII, 14 l.



48



49

50

♂ A (ad.) Modifikation A

Abb. 48. — Nr. XI, 15.

Abb. 49. — Nr. VII, 15.

Abb. 50. — Nr. XIII, 15.

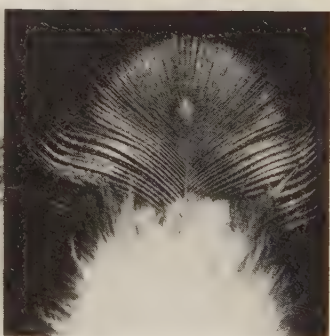


51

52



53



54

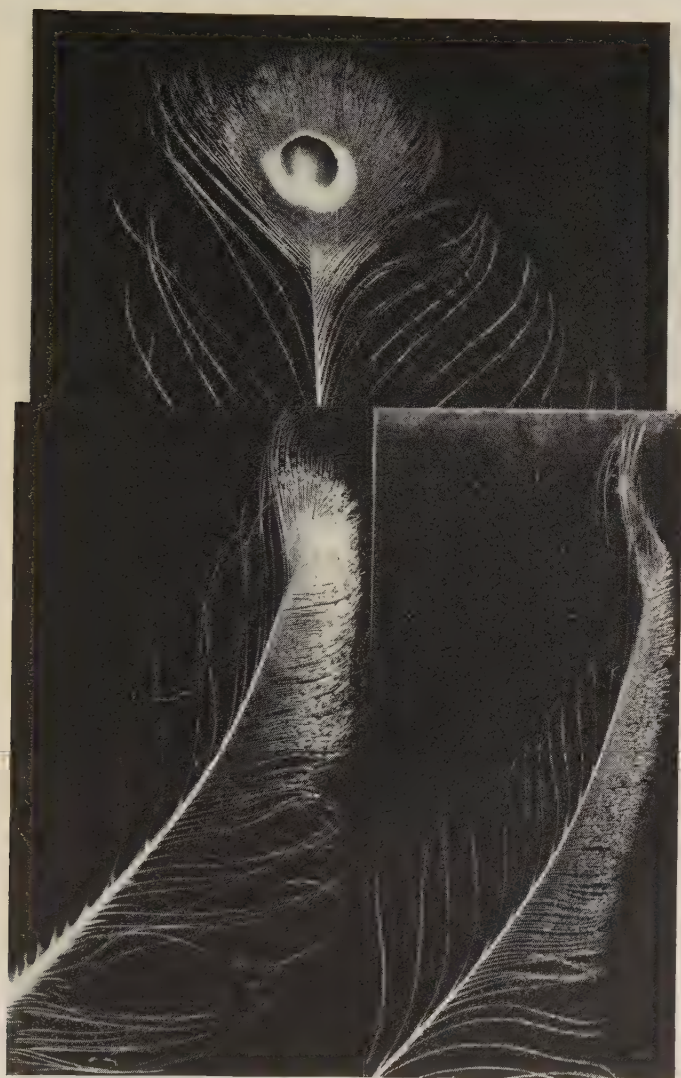
♂ A (ad.) Modifikation B

ABB. 51. — Nr. XVII, 15.

ABB. 52. — Nr. XVIII, 14 l.

ABB. 53. — Nr. XIX, 15.

ABB. 54. — Nr. XIX, 11 l.



55

57

58

♂ A (ad.) Modifikation C

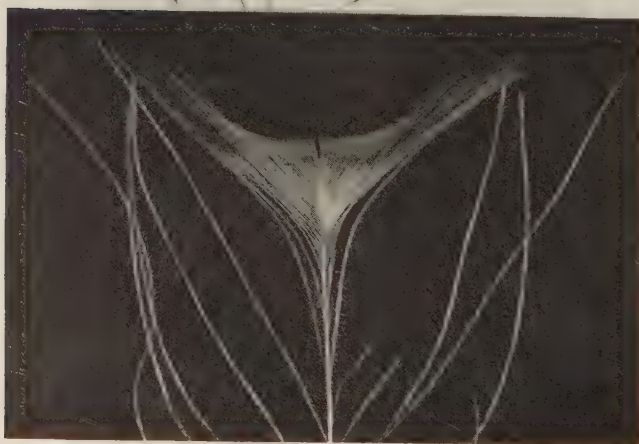
Abb. 55. — Nr. XIII, 5 l.

Abb. 57. — Nr. X, 2 l.

Abb. 58. — Nr. V, 3 l.



56



59

ABB. 56. ♂ A (ad.) Modifikation C, Nr. XI, 3 l.

ABB. 59. — ♂ A (ad.) Modifikation D, Nr. V, 13 l.

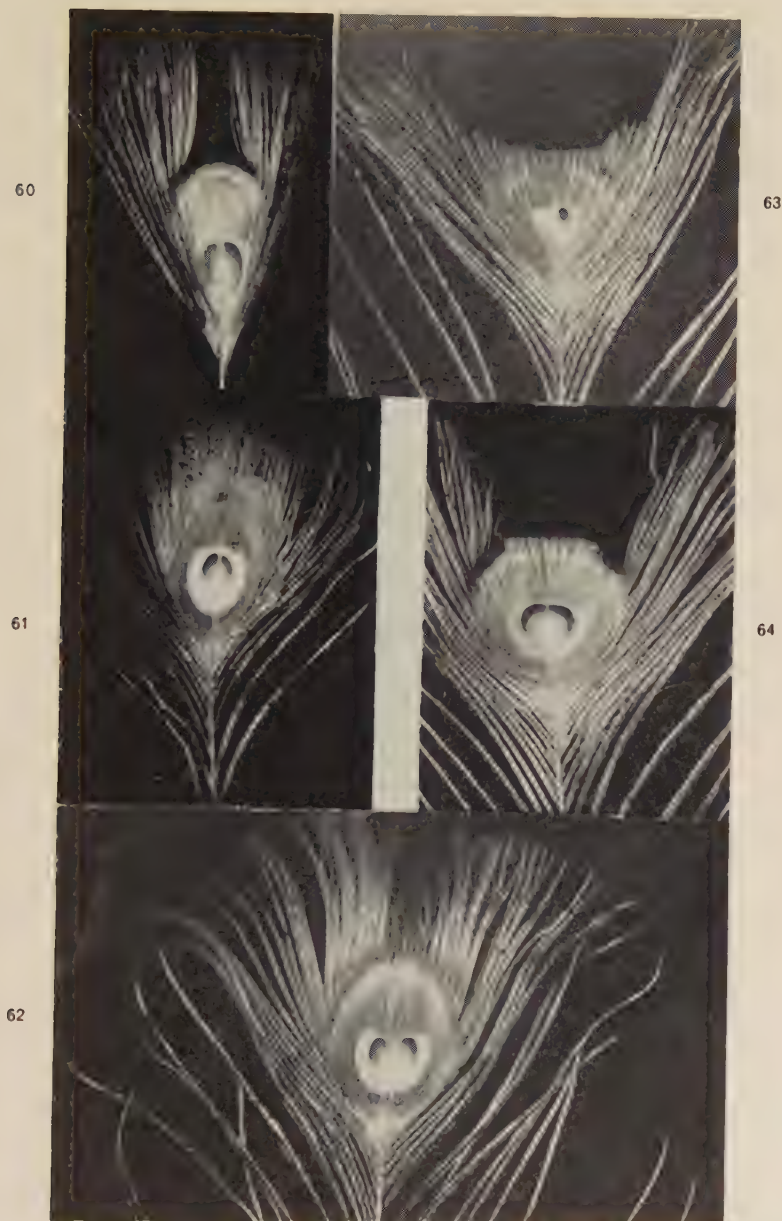


ABB. 60 und 61. — ♂ d (juv.), Modifikation A

60. — Nr. VI, 10 l.

61. — Nr. VI, 8 r.

ABB. 62. — ♂ C (ad.), Modifikation A, Nr. IX, 7 r.

ABB. 63 und 64. — ♂ C (ad.), Zwischenformen zwischen Modifikation A u. D

63. — Nr. V, 13 l.

64. — Nr. V, 13 r.



65



66

ABB. 65. — ♂ D (ad.).

ABB. 66. — Phot. Beringer & Pampalucchi.

9. Die Anordnung der verschiedenen Federtypen im Rad wird beschrieben.

10. Es wird gezeigt, dass die sekundären Modifikationen sinnvoll werden, wenn wir sie einordnen in das Gesamtmuster. Ihr Sinn liegt nicht nur in einem elementaren physiologischen Wert, sondern in einer ornamentalen Wirkung von Gestaltcharakter.

LITERATURVERZEICHNIS

- ELSÄSSER, Th. 1925. *Die Struktur schillernder Federn*. J. f. Orn. 73: 337-389.
- FRANK, F. 1939. *Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur*. J. f. Orn. 87: 426-523.
- FRAPS, R. M. & JUHN, M. 1936a. *Developmental analysis in plumage*. II. *Plumage configurations and the mechanism of feather development*. Physiol. Zool. 9: 319-375.
- 1936b. *Developmental analysis in plumage*. III. *Field functions in the breast tracts*. Physiol. Zool. 9: 378-406.
- GERBER, A. 1939. *Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alektoromorphae*. Rev. suisse Zool. 46: 161-324.
- GÖHRINGER, R. 1951. *Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- und Adultkleid bei der Amsel (Turdus merula L.) und beim Star (Sturnus vulgaris L.)*. Rev. suisse Zool. 58: 279-358.
- HEMPEL, M. 1931. *Die Abhängigkeit der Federstruktur von der Körperregion, untersucht an Xantholaema rubricapilla*. Jen. Zeitschr. f. Natw. 65: 659-738.
- HENKE, K. 1948. *Einfache Grundvorgänge in der tierischen Entwicklung*. II. *Über die Entstehung von Differenzierungsmustern*. Die Natw. 35: 176-181, 239-246.
- HOLMES, A. 1935. *The pattern and symmetry of adult plumage units in relation to the order and locus of origin of the embryonic feather papillae*. Am. J. Anat. 56: 513-537.
- JUHN, M. 1938. *Field functions in plumage: the cape*. Vierteljahrsschrift der Nat. Ges. Zürich, 83: 149-159.
- & FRAPS, R. M. 1934. *Pattern analysis in plumage*. IV. *Order of asymmetry in the breast tracts*. Proc. soc. exp. Biol. 31: 1187-1190.

- 1936. *Developmental analysis in plumage. I. The individual feather: methods.* *Physiol. Zool.* 9: 293-319.
- KUHN, O. 1932. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder.* *Roux' Arch. Entw. mech.* 127: 456-541.
- LILLIE, F. R. 1942. *On the development of feathers.* *Biol. Revs.* 17: 247-266.
- & JUHN, M. 1932. *The physiology of development of feathers. I. Growth-rate and pattern in the individual feather.* *Physiol. Zool.* 5: 124-184.
- & WANG, H. 1941. *Physiology of development of the feather. V. Experimental morphogenesis.* *Physiol. Zool.* 14: 103-133.
- MAYAUD, N. 1950. *Téguments et Phanères.* In: Grassé, *Traité de Zoologie*, tome XV, Oiseaux. 4-77.
- MEIJÈRE, J. C. H. 1895. *Über die Federn der Vögel, insbesondere ihre Anordnung.* *Morphol. Jahrb.*, Bd. XXIII: 562-91.
- NITZSCH, Chr. L. 1840. *System der Pterylographie.* Halle.
- PADOA, E. 1940. *I caratteri sessuali secondari e la gonadectomia nel Pavone (Pavo cristatus L.).* *Arch. Zool. Torino* 28: 45-71.
- RENSCH, B. 1923. *Über Samt- und Seidenstruktur der Vogelfedern.* *J. f. Orn.* 71: 269-276.
- 1925. *Untersuchungen zur Phylogenese der Schillerstruktur.* *J. f. Orn.* 73: 127-147.
- PORTMANN, A. 1946. *Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux I.* *Alauda* 14: 2-20.
- 1947. *Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux II. & III.* *Alauda* 15: 1-15 und 161-171.
- 1948a. *Die Tiergestalt.* Basel.
- 1948b. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere.* Basel.
- 1953. *Um ein neues Bild vom Organismus.* In: Offener Horizont, Festschrift für Karl Jaspers, München.
- SÜFFERT, F. 1929. *Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge.* *Roux' Arch. f. Entw. mech.* 120: 299-383.
- SCHMIDT, W. J. 1952. *Wie entstehen die Schillerfarben der Federn?* *Natw.* 39: 313-318.
- WILLIER, B. H. 1948. *Hormonal regulation of feather pigmentation in the fowl.* *New York Acad. Sci.* 4: 321-340.

- WIRZ, K. 1950. *Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren*. Acta Anat. 9: 134-196.
- DARWIN, Ch. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London.
- ZUR STRASSEN, O. 1935. *Plastisch wirkende Augenflecke und die „geschlechtliche Zuchtwahl“*. Jena.
-

CURRICULUM VITAE

Als Tochter des Peter Sager, Fabrikarbeiter in Basel, und seiner Gattin Frieda, geb. Schwald, wurde ich, Esther Sager von Basel, am 16. November 1924 in Basel geboren. In meiner Geburtsstadt besuchte ich die Primarschule und das Mädchengymnasium und erwarb im Frühjahr 1943 das Maturitätszeugnis. Darauf immatrikulierte ich mich an der Universität Basel. Vom Jahr 1944 bis zum Jahr 1946 versah ich bei Herrn Professor A. Portmann die Stelle des Assistenten für private wissenschaftliche Arbeiten. Das Wintersemester 1949/50 verbrachte ich in Paris, wo ich mich vor allem mit Geologie und Paläontologie beschäftigte in Vorbereitung auf das in Basel abzulegende Nebenfachexamen. In Sommer 1951 arbeitete ich als Volontärin bei Herrn Dr. N. Tinbergen (Oxford), um in mein zukünftiges Arbeitsgebiet eingeführt zu werden. Ermöglicht wurde mir dieser Auslandsaufenthalt durch eine Zuwendung, die ich dem wohlwollenden Stiftungsrat der Janggen-Pöhn-Stiftung St. Gallen verdanke. Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen und Kurse folgender Herren Professoren und Dozenten: R. Brückner, A. Bühler, H. Erlenmeyer, M. Geiger-Huber, R. Geigy, E. Handschin, H. Hediger, E. Heitz, P. Huber, K. Jaspers, G. P. Landmann, M. Lüscher, K. Meuli, H. Mislin, H. Nüesch, J. Piveteau (Paris), A. Portmann, M. Reichel, P. Ruggli, G. Senn, F. Speiser, W. Vischer, L. Vonderschmitt, M. Wehrli.

Die vorliegende Arbeit entstand als Dissertation unter der Leitung von Herrn Professor A. Portmann und mit Hilfe der grosszügigen finanziellen Unterstützung durch die Dr. Gadiant-Engi-Stiftung der Ciba.

Für alle mir während der Studienzeit geleistete Hilfe möchte ich hier meinen herzlichsten Dank aussprechen.
